

Pr 5943

ISSN 0002-5208

Tome 22

janvier-mars 2002

Fasc. 5

ALEXANOR

Revue française de Lépidoptérologie

(Publication trimestrielle)



45, rue de Buffon
F-75005 PARIS

23 DEC. 2003

Fondateur : Jean Bourgogne †
 DIRECTEUR : Gérard Chr. Luquet
 Rédaction : Jérôme Bertin, Gérard Chr. Luquet
 COMITÉ DE LECTURE : R. Essayan, Chr. Gibeaux,
 C. Herbulot, P. Leraut, J. Lhomoré, P. Viette
 Consultants à l'étranger : Barry Goater, Patrick Roper (G.-B.),
 Wolfgang Speidel (R.F.A.), Stanislav K. Korb (Russie)

Dessinateurs et conseillers pour l'illustration : Gilbert Hodebert et Christian Jacquard

ABONNEMENTS 2002

(quatre fascicules)

France 40 € Étranger 42 €

Les chèques doivent être libellés au nom de la revue *Alexanor*, 45, Rue Buffon, F-75005 Paris ; compte de chèques postaux : Paris 17 476 09 F.

Les abonnements partent du début de chaque année ; tout abonnement pris en cours d'année donne droit à la totalité des fascicules de l'année. Les renouvellements sont dus en janvier. Le réabonnement s'effectuant par tacite reconduction, les lecteurs qui ne désirent pas renouveler celui-ci sont priés de nous faire parvenir une lettre de résiliation avant le 31 janvier dernier délai.

EN VENTE AU SIÈGE DE LA REVUE

(Port en plus)

Alexanor (années 1959 à 1980). L'année	France	24 €	Étranger	25,50 €
Alexanor (années 1981 à 2001). L'année	France	40 €	Étranger	42 €
Entomologica gallica (tome 1)	France	21 €	Étranger	24 €
Entomologica gallica (tomes 2 à 4). Le tome	France	29 €	Étranger	30,50 €
Liste des Lépidoptères de France, Belgique et Corse (1 ^{re} éd.), par P. Leraut				22 €
Liste des Lépidoptères de France, Belgique et Corse (2 ^e éd.), par P. Leraut				45,50 €
Liste des Lépidoptères de Corse, par Ch. Rungs				22 €
Tables et Index d'Alexanor 1959-1988				30 €
Inventaire des Lépidoptères de l'Île-de-France, par Ph. Mothiron. Le tome				22 €
Biocénologie des Lépidoptères du Mont Ventoux, par G. Chr. Luquet				41 €

COMITÉ DE DÉTERMINATION

Les spécialistes dont les noms suivent acceptent de déterminer les matériaux qui leur sont soumis mais seulement après entente préalable. Nous rappelons qu'il est d'usage d'offrir au déterminateur, s'il le désire, une partie du matériel communiqué, en remerciement pour son travail.

Coleophoridae paléarctiques : G. BALDISSONE, Via Mazzoni 24, I-14100 ASTI, Italie.

Crambidae Crambinae du globe : R. T. A. SCHOUTEN, Muscon, Département de Biologie, Stadhouderslaan 41, NL-2517 HV DEN HAAG, Pays-Bas.

Erebina : P. WILLIEN, 9, Rue du Belvédère, F-05300 LARAGNE.

Nymphalidae sud-américains : H. DESCIMON, Université de Provence, Laboratoire de Zoologie, Place Victor-Hugo, F-13331 MARSEILLE Cédex 3.

Pterophoridae paléarctiques : L. BIGOT, Résidence Bernard Palissy, D3, 116, Rue Gaston De Flotte, F-13012 MARSEILLE.

Rhopalocères himalayens et chinois, notamment *Parnassius* et *Colias* ; *Zygana* non européens : J.-Cl. WEISS, 2, Place G. Hocquard, F-57000 METZ.

Saturniidae américains : C. LEMARE, La Croix des Bœux, F-84220 GORDES.

Satyrinae d'Afrique tropicale : M. CONDAMIN, CIRINDU, F-20144 SAINTE-LUCIE-DE-PORTO-VECCHIO.

Scythrididae ouest-paléarctiques : J.-M. COURTOIS, 6, Chemin des Lavandières, LORRY-LÈS-METZ, F-57050 METZ.

Sphingidae afro-tropicaux, Saturniidae du Cameroun : Ph. DARGE, Grande Rue, F-21490 CLÉNAI.

Yponomeutidae, Ethmiidae, Tortricidae et Pterophoridae paléarctiques : Chr. GIBEAUX, Résidence « Le Val Changis », H2, 2 bis, Rue des Basses Loges, F-77210 AVON.

ALEXANOR

Revue française de Lépidoptérologie

ISSN 0002-5208

Tome 22

janvier-mars 2002

Fasc. 5

Sommaire

G. Chr. Luquet. Éditorial. Le laborieux sauvetage d'une revue en sursis. Remerciements à nos abonnés	241
H. Boillat. <i>Comonympha lyllus</i> Esper, 1805, spec. rev. Une nouvelle approche taxinomique du complexe <i>pamphilus</i> (Lepidoptera Nymphalidae Satyrinae)	243

Éditorial

Le laborieux sauvetage d'une revue en sursis Remerciements à nos abonnés

L'appel lancé dans l'éditorial des précédents fascicules (*Alexanor*, 22 (1-4) : 1-2) a commencé, malgré la période estivale, à porter ses fruits. De nombreux abonnés, soucieux du devenir de leur revue et attentifs à la gravité de la situation, se sont empressés de nous faire parvenir le montant de leur abonnement 2001, certains réglant des arriérés de plusieurs années, d'autres anticipant la publication des tomes en cours de fabrication, nous adressant leur abonnement pour 2002, voire pour 2003. Grâce aux fonds actuellement rassemblés, nous sommes en mesure de donner le bon à tirer des fascicules 5 et 6 du tome 22 (premier semestre du millésime 2002), et nous avons bon espoir que nos abonnés actuellement en congés, momentanément éloignés de ces contingences basement terre-à-terre et sans doute plus agréablement occupés à des activités champêtres et entomologiques, s'appliqueront dès leur retour de vacances à participer de pied ferme au sauvetage de leur Revue. Car si les recettes actuellement enregistrées nous permettent de publier les deux présents fascicules, le devenir de la Revue n'en reste pas moins en sursis, les fonds présentement réunis n'autorisant pas pour l'instant à envisager l'avenir d'une manière parfaitement sereine. Nous renouvelons donc notre pressant appel des précédents fascicules et engageons tous les lecteurs ne s'étant pas encore manifestés à s'acquitter rapidement de leur dû. Encore un petit effort, et nous devrions pouvoir momentanément écarter le spectre d'une disparition de notre Revue au motif d'un défaut de moyens financiers. Nous exprimons donc notre très chaleureuse gratitude à tous nos aimables lecteurs qui se sont jusqu'à présent manifestés, et remercions par avance tous ceux qui ne manqueront pas de



le faire dès leur retour de vacances. À toutes fins utiles, nous rappelons que l'ensemble des tarifs des titres diffusés par *Alexandor* figure désormais en page 4 de la couverture de chaque fascicule. Nous profitons de l'occasion pour aviser les abonnés récents que toutes les années anciennes de notre Revue sont encore disponibles en stock, et que nous consentons des remises importantes sur les grosses commandes.

La publication des précédents fascicules (1 à 4 du tome 22) nous a valu la réception d'un assez abondant courrier, dans lequel s'exprimaient des propos tantôt élogieux, tantôt défavorables, voire narquois et même parfois franchement discourtois, associés d'avis de démission désabusés ou fracassants — un lecteur démissionnaire n'a-t-il pas été jusqu'à qualifier le volume concerné de fascicule « caricatural » ? Par bonheur, ces derniers cas constituent l'exception, mais ils soulignent bien à quel point la tâche des rédacteurs se révèle ingrate lorsqu'il s'agit de satisfaire un lectorat par définition très hétérogène.

Si les arguments avancés par les détracteurs de la publication de ce type de travail de synthèse sont tous fondés et parfaitement recevables, il n'en reste pas moins vrai que le fait de se retrancher derrière ceux-là élimine d'emblée quasiment toute possibilité de publier un travail d'envergure. Une revue se doit certes de diversifier au maximum les sujets traités afin de satisfaire tous les goûts ; mais cela l'autorise-t-elle à rejeter un manuscrit intéressant, au seul prétexte que le travail soumis offre l'inconvénient d'être trop volumineux ? C'est à mon sens pénaliser les auteurs que refuser de tels travaux, dont l'ampleur ne saurait minimiser la valeur intrinsèque. Et puisqu'il en faut pour tous les goûts, convenons également que les travaux de cette nature, eux aussi, répondent aux goûts d'une certaine fraction de notre lectorat.

Quelques abonnés nous ont à juste titre suggéré de publier les gros travaux sous forme de suppléments hors-série financés par des subventions. Cela s'est déjà produit plusieurs fois (cf. les deux volumes déjà parus de *l'Inventaire commenté des Lépidoptères de l'Île-de-France*, ou celui consacré à la *Biocénologie des Lépidoptères du Mont Ventoux*), et c'est en l'occurrence la procédure qui avait été retenue pour la publication du mémoire de Patrice LERAUT sur les Lépidoptères de la Brie occidentale. La demande de subvention déposée en 2000 auprès du Ministère de l'Environnement ayant malheureusement sans cesse été ajournée depuis par suite de restrictions budgétaires drastiques, il était devenu matériellement impossible de faire plus longtemps patienter l'auteur, dont le manuscrit avait été remis voilà plus de trois ans. Nous ne pouvons que déplorer cette conjoncture défavorable, mais il nous paraît que celle-ci ne doit en aucun cas porter préjudice aux auteurs.

Quoi qu'il en soit, nous renouvelons notre reconnaissance à tous nos abonnés qui se sont donné la peine de prendre la plume pour nous faire part de leurs observations, remarques ou doléances. Peut-être certains d'entre eux se sentiront-ils suffisamment motivés pour prendre eux-mêmes en charge la réalisation des suggestions dont ils nous ont fait part ; vu le trop faible nombre de bénévoles consacrant du temps à la Revue, leur aide serait en effet la bienvenue. Nos remerciements s'adressent plus particulièrement à MM. Christophe BRUA (Schiltigheim, Bas-Rhin), Jacques COIN (Nîmes, Gard), le Professeur Antoine DALOUS (Toulouse, Haute-Garonne) et Jean HANUS (Grenoble, Isère) pour leurs observations circonstanciées, tout autant judicieuses que constructives.

Gérard Chr. LUQUET

***Coenonympha lyllus* Esper, 1805, spec. rev.**
Une nouvelle approche taxinomique
du complexe *pamphilus*
 (Lepidoptera Nymphalidae Satyrinae)

par Harry BOILLAT

Sommaire

Introduction	244
Historique	244
Bibliographie	244
Descriptions anciennes	246
Présentation taxinomique	249
Description critique de <i>Coenonympha lyllus</i> Esper	257
Ornementation aile	257
Face dorsale	257
Ailes antérieure et postérieure	257
Couleur	257
Bordure marginale	257
Face ventrale	262
Aile antérieure	262
Macule foncée prémarginale	262
Ligne argentée	262
Strie rougeâtre oblique	268
Aile postérieure	268
Couleur et graphisme	268
Ocellation	269
Extrémité antennaire	269
Les états pré-imaginaux de <i>Coenonympha lyllus</i> Esper	271
Ouf	271
Premier stade larvaire	272
Deuxième stade larvaire	274
Troisième stade larvaire	274
Quatrième stade larvaire	275
Dernier stade larvaire	275
Chrysalide	275
Répartition géographique de <i>Coenonympha lyllus</i> Esper	276
Maghreb	277
Péninsule Ibérique	277
Îles Baléares	280
Sardaigne	281
Moyen-Orient	281
Biotores de <i>Coenonympha lyllus</i> Esper	285
Hypothèses zoogéographiques. L'histoire possible du complexe <i>pamphilus</i>	286
<i>Coenonympha lyllus</i> Esper et <i>Coenonympha myrsis</i> Freyer	288
<i>Coenonympha pamphilus</i> Linné et ses sous-espèces	296
Conclusions	301
Résumé – Abstract – Zusammenfassung – Resumen	302-303
Remerciements	304
Références bibliographiques et travaux consultés	304

Introduction

Depuis près de deux siècles, *Coenonympha pamphilus* Linné, 1758, le Fadet commun, petite Satyrine bien connue de chacun, presque omniprésent du niveau de la mer à l'étage montagnard, aura engendré plus de désignations infraspécifiques et de subdivisions taxinomiques que tout autre Rhopalocère paléarctique. En effet, sa variabilité géographique et altitudinale considérable, encore accentuée par le polymorphisme inhérent à son plurivoltinisme, a représenté de tout temps un terrain idéal pour l'exercice passionnel de la description nominative.

Nul ne s'étonnera que, parmi la bonne centaine de termes relevés dans la littérature entomologique, de nombreuses catégories taxinomiques différentes se retrouvent ainsi confondues, allant de l'aberration individuelle à la sous-espèce géographique bien définie.

Le nom *lyllus*, introduit par ESPEY en 1805, s'est ajouté à cette liste déjà pléthorique sans susciter beaucoup de commentaires. Quelques auteurs ont toutefois été frappés par le caractère particulier de ce taxon et certains d'entre eux ont très vite proposé de le considérer comme une nouvelle espèce de *Coenonympha*.

Sur la base d'une réévaluation des données descriptives classiques, d'une prise en compte d'observations morphologiques et biologiques nouvelles et d'une meilleure analyse de sa répartition géographique, le présent travail se propose, en premier objectif, de reconsidérer le statut de *lyllus*, de démontrer son originalité et de justifier sa réhabilitation au rang d'espèce, *Coenonympha lyllus* Esper, rang qu'il partage dès lors avec l'espèce nominale *Coenonympha pamphilus* Linné et l'espèce vicariante crétoise *Coenonympha thyrasis* Freyer. Ce groupe d'espèces voisines constitue le complexe *pamphilus*, terme neutre de la taxinomie évolutive, exprimant à la fois une relation monophylétique évidente et une histoire divergente récente.

En second objectif, dans le sens que BLONDEL (1986) donne à la biosystématique périspécifique, cette étude sert de cadre idéal pour une discussion des principales appellations taxinomiques infraspécifiques qui encombrant l'ensemble du complexe, en particulier l'espèce nominale *C. pamphilus*, et pour une sélection critique des quelques désignations subsécifiques méritant d'être conservées.

Historique

Bibliographie

La longue histoire du taxon *lyllus* porte en elle tous les éléments propres à l'entretien d'une certaine confusion : mauvaise délimitation de l'objet décrit, malencontreuse désignation nominative initiale, imprécision des catégories taxinomiques en usage et faible qualité iconographique des illustrations de l'époque.

La première description incontestable de ce papillon a été effectuée par HÜNNER en 1804 dans son ouvrage principal, publié à Augsbourg entre 1796 et 1805, intitulé « Sammlung europäischer Schmetterlinge ». Il le décrit succinctement sous le numéro 69 et le figure avec un certain bonheur (planche CIX, fig. 157 et 158), en se fondant sur des exemplaires originaux du Portugal qui lui ont été remis par un secrétaire des finances de Dresde. Malencontreusement, il le nomme *Papilio Pamphila* (avec majuscule, comme pour les suivants), Ockergelberfalter (le Papillon jaune d'ocre). Au numéro 68 figure notre

actuel *Coenonympha pamphilus*, sous l'appellation *Papilio Nephela*, Kammgasfalter (le Papillon de la Crételle).

Deux constatations s'imposent d'emblée. Premièrement : la nature spécifique de ce taxon, qui s'insère naturellement dans la liste encore peu fournie des *Coenonympha* paléarctiques alors connus, ne fait aucun doute dans l'esprit de HÜBNER. Deuxièmement : le choix du nom *Pamphila* est maladroit, car il ne se distingue de celui de *pamphilus* que par sa désinence.

Ce risque de confusion n'a d'ailleurs probablement pas échappé à son auteur qui, plutôt que d'y renoncer, a toutefois curieusement préféré substituer au nom de *Pamphilus*, désignation linnéenne (1758) dont la priorité ne saurait être mise en doute, celui de *Nephela* (Hufnagel, 1766) !

Une année plus tard, en 1805, ESPEY complète efficacement la description de ce taxon, probablement à partir du même matériel que HÜBNER, mais il n'en donne qu'une bien mauvaise illustration.

Sans grand effort pour justifier son attitude, mais avec un à propos terminologique dont on ne peut que lui savoir gré, il remplace le nom de *Pamphila* par celui de *Lyllus* et celui de *Nephela* par son ancienne appellation linnéenne *Pamphilus*.

Dorénavant, *lyllus* n'allait plus être contesté dans son identité nominale. Mais il allait l'être dans son identité taxinomique ! Le non-respect des règles de priorité, à vrai dire encore mal établies à cette époque, et le flou terminologique entourant l'histoire de ce taxon auront laissé des traces.

Ainsi, OCHSENHEIMER (1807, 1816), HÜBNER (1816-1823), GODART (1819, 1822), et MEIGEN (1829) continuent, par exemple, de le considérer comme une « bonne espèce » qui sera rattachée ultérieurement au genre *Coenonympha* créé par HÜBNER en 1819, date contestée et difficile à préciser (1816 selon BUTLER, KIRBY et STAUDINGER & REBEL, 1818 selon TURNER, 1819 selon MILLER et LERAUT, ou encore 1823 selon VERITY et DAVENPORT !). En revanche, BOISDUVAL (1829), HERRICH-SCHAEFFER (1843-1856) et DUPONCHEL (1844) le rétrogradent au rang de « variété ».

LUCAS ajoute au malentendu. En 1834, première édition de son « Histoire naturelle des Lépidoptères d'Europe », il ne parle que du Satyre *Lyllus*, papillon bivoltin du Midi de la France, et n'évoque pas *pamphilus*. Trente ans plus tard, dans la deuxième édition (1864), conscient de son erreur, il ne mentionne que le Satyre *Pamphilus*, le terme *Lyllus* ne désignant plus qu'une « variété du sud de la France et d'Espagne » !

Probablement induit en erreur par cette ambiguïté terminologique historique, il avait oublié que *lyllus* avait été décrit, à l'origine, à partir d'individus strictement lusitaniens. Après en avoir fait transitoirement l'unique représentant en France, remplaçant ou englobant *pamphilus*, il corrigeait ses propos dans son deuxième ouvrage, non sans avoir ainsi introduit, avec d'autres auteurs victimes de la même confusion, la dérive qui allait progressivement faire de *lyllus*, dans toute la littérature européenne subséquente, une simple forme méridionale et estivale de *pamphilus*.

À cette imprécision des désignations terminologiques allait alors s'ajouter celle des descriptions formelles.

HÜBNER (1804) et ESPEY (1805) avaient décrit des exemplaires originaires du sud-est de la péninsule Ibérique. Quelques années plus tard, OCHSENHEIMER (1807 et 1816) en avait précisé l'originalité et signalé pour la première fois, nous en verrons plus tard

l'importance, l'existence d'une liture marginale argentée sur la face ventrale des ailes antérieures, confirmée ultérieurement par de nombreux auteurs (MEIGEN, 1829 ; STANDFUSS, 1855 ; RÜHL, 1895 ; et OERSTER, 1910) pour tous les spécimens de cette provenance.

Désignation initiale de rang spécifique pour un taxon d'origine géographique bien définie, le terme *lyllus* allait insidieusement être employé pour la désignation infrasub-spécifique imprécise d'une morpho saisonnière s'appliquant à tous les *pamphilus* estivaux du sud de l'Europe. Comment dès lors s'étonner que les critères morphologiques qui le définissaient aient suivi la même évolution, puisqu'ils ne concernaient plus le même objet. Ainsi ZELLER, par exemple, pouvait-il, entre 1837 et 1847, contester l'existence de cette ligne argentée, contestation bien compréhensible car il se référait à des exemplaires italiens continentaux, dont on sait aujourd'hui qu'ils sont des *pamphilus* effectivement dépourvus de ce caractère ! De même pouvait-il considérer que les *pamphilus* qu'il possédait de Glogau (Głogów), en Pologne méridionale, évidemment sans liture argentée, étaient de parfaits *lyllus* !

Cette évanescence terminologique et descriptive eut pour conséquence que *lyllus* se vit, dès la seconde moitié du XIX^e siècle et jusqu'au début du XX^e, le plus souvent mentionné en termes de variété ou de variété saisonnière (BUTLER, 1868 ; KIRBY, 1871 ; HOFMANN, 1894 ; RÜHL & HEYNE, 1895 ; STAUDINGER & REBEL, 1901).

Cependant, certains auteurs plus perspicaces, STANDFUSS en 1855, VERITY dès 1916, QUERCI & ROMEL en 1925 et REING en 1950, ayant pris la peine de se référer aux textes et descriptions d'origine, ont essayé, avec plus ou moins de succès, de revoir son statut taxinomique et, parfois tentés par le désir de l'élever à nouveau au rang d'espèce, ont assurément contribué à l'intégrer un peu mieux dans les catégories reconnues de la taxinomie classique.

Descriptions anciennes

HÜBNER (1804), ESPEL (1805) et OCHSENHEIMER (1807) ont fondé leurs premières descriptions et illustrations de *lyllus* sur une série, peut-être identique pour ces trois auteurs, de quelques mâles et femelles de génération estivale provenant du Portugal. Ils ont procédé, dans une large mesure, par comparaison avec *pamphilus*, alors bien connu du reste de l'Europe.

C'est ainsi que HÜBNER et ESPEL le présentent comme étant d'une couleur de tonalité jaune d'ocre plus intense avec des bordures marginales noires mieux tranchées. Les caractéristiques principales de ce nouveau taxon se trouvent sur sa face ventrale, l'aile antérieure étant traversée par une strie rougeâtre oblique et la postérieure se signalant par la couleur jaune pâle de son aire distale, séparée de l'aire basale plus grise par une ligne ondulée.

OCHSENHEIMER introduit en 1807 deux observations complémentaires. Il constate tout d'abord que la bordure marginale n'est pas uniforme, mais comme dédoublée par la présence d'une ligne de la même couleur que le fond de l'aile. La description de cette bipartition sera reprise par les auteurs ultérieurs et deviendra pour beaucoup d'entre eux, comme par exemple pour VERRY, le critère diagnostique essentiel.

OCHSENHEIMER observe d'autre part que la maculature noire marginale de la face ventrale de l'aile antérieure est parcourue par une strie argentée bien visible. La mise en

évidence de ce caractère est décisive. Il représente, en effet, le seul critère morphologique permettant de séparer, dans une très large mesure, l'ensemble des *lyllus* de celui des *pamphilus*.

Les lépidoptéristes qui en ont confirmé l'existence, tout comme ceux qui l'ont infirmée, avaient apparemment raison. Il se trouve simplement qu'ils travaillaient sur deux entités taxinomiques différentes !

Les adjonctions postérieures à ces premiers éléments de description n'ont rien modifié. Les divergences de vue découlent de l'importance attachée à cette ligne plombée. Ceux qui en affirment la présence — nous verrons qu'elle existe quasiment toujours et à toute génération chez les « vrais » *lyllus* — sont enclins à considérer les papillons qui en sont porteurs comme appartenant à une « bonne espèce », *Coenonympha lyllus*. Ceux qui en déclarent la présence inconstante ou inexistante les définissent comme des individus se rattachant à des races géographiques mal définies ou morphes saisonnières : en réalité, ils n'ont pas affaire à *C. lyllus*, mais à *C. pamphilus* et ses sous-espèces.

Sans nous astreindre à un respect fastidieux de la chronologie, voyons plutôt comment ce problème précis a été traité par quelques entomologistes marquants du XIX^e et du début du XX^e siècle.

Pour les deux auteurs de ce que l'on peut appeler la description originale, HÜNNER et ESPEY, comme, un peu plus tard, pour OCHSENHEIMER (1807 et 1816) et MEIGEN (1829), la situation est claire : *lyllus* est une nouvelle espèce de *Coenonympha* (alors *Papilio*), originaire du Portugal et d'Espagne. MEIGEN ajoute à cette répartition ibérique le Midi de la France et souligne la fréquence de ce papillon dans la région de Montpellier ! Certes proche de *pamphilus*, *lyllus* ne voit cependant jamais son identité spécifique être mise en question.

Dans les différentes publications de GODART et DUPONCHEL parues entre 1819 et 1844, l'on assiste à un cheminement, à mon sens erroné, qui progressivement amène le second auteur cité à gommer les traits de *lyllus*. Dans son premier travail de synthèse, l'« Encyclopédie méthodique », GODART (1819 : 548) décrit *lyllus* comme espèce distincte et souligne clairement l'existence d'une liture argentée chez la femelle (mais semble la méconnaître chez le mâle). Il insiste à nouveau sur les différences spécifiques entre *lyllus* et *pamphilus* dans son ouvrage de 1822, « Histoire naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France », mais se montre moins affirmatif en ce qui concerne la constance de ladite liture argentée, sans doute parce que parmi l'échantillon dont il dispose se mêlent quelques authentiques *pamphilus* (il cite *lyllus* de la péninsule Ibérique et du Midi de la France).

En 1844, DUPONCHEL, le continuateur de GODART, manifestement convaincu que ce caractère est inconstant, range *lyllus* en tant que variété de *pamphilus* dans son « Catalogue méthodique des Lépidoptères d'Europe », et croit lui aussi constater la présence de *lyllus* dans le Midi de la France, où il n'a, en réalité, probablement jamais existé.

Ces incertitudes se retrouvent chez d'autres auteurs français, tel LUCAS qui, entre 1834 et 1864, confond les deux taxa en une même description, ou BERCE (1867) qui, dans la foulée de BOISDUVAL (1829), ne voit en *lyllus* qu'une « variété » de *pamphilus* d'ailleurs fort mal décrite, volant en France de la côte varoise à l'Auvergne.

ODIERNA (1910) ne contribue pas à éclaircir la situation. Il considère *lyllus* comme « variété géographique méridionale », parfois ornée d'une liture marginale argentée, qui

s'intègre dans une série transitionnelle très progressive allant de *thyrsis* en Crète à nos *pamphilus* d'Europe continentale.

STANDFUSS (1855) compare, avec beaucoup de pertinence, quelques exemplaires du sud de l'Espagne (Alhaurin) avec d'autres du pays basque (Bilbao), insistant sur l'importance de la liture argentée des premiers, de vrais *lyllus*, totalement absente chez les seconds, de simples *pamphilus*. Il rappelle les observations de ZELLER (1839, 1847) contestant l'existence de ce caractère chez ses exemplaires italiens et confirme que cette ligne plombée n'existe pas chez les papillons originaires d'Italie continentale et de Sicile (précisons ici que *C. lyllus* existe en Sardaigne, mais nulle part ailleurs en Italie).

Tout en se déclarant, dans un premier temps, disposé à élever ses *lyllus* d'Espagne au rang de « bonne espèce », il commet ensuite, en raison d'un matériel d'examen insuffisant, une regrettable erreur d'appréciation. Il pense voir une transition progressive, fondée sur la présence et le degré d'extension de la ligne argentée, qui lui permet de définir trois « variétés » toutes rattachées à *C. pamphilus*.

La première, var. *hispana*, ne posséderait une ligne plombée qu'aux ailes antérieures et serait censée remplacer *lyllus* (en réalité, les *C. lyllus* ibériques présentent le plus souvent ce caractère aux deux paires d'ailes, mais STANDFUSS ne disposait pour son étude que de trois femelles de même provenance !).

La deuxième, var. *cretica*, n'aurait de ligne plombée qu'aux ailes postérieures et remplacerait *thyrsis* (en fait, *C. thyrsis*, quant à lui, possède toujours ce caractère aux deux paires d'ailes, mais STANDFUSS n'en connaissait que la description et l'illustration originales de FREYER !).

La troisième, par bonheur non désignée, lui paraît hypothétique et serait caractérisée par une liture argentée présente aux deux paires d'ailes (nous venons de voir que cette disposition n'est pas rare chez *C. lyllus* et classique chez *C. thyrsis*).

Il semble à peine nécessaire de préciser, après ce qui vient d'être dit, qu'*hispana* Standfuß, 1855, est un simple synonyme de *lyllus* Esper, 1805, et que *cretica* Standfuß, 1855, est de même un synonyme de *thyrsis* Freyer, 1845.

Malgré cette malheureuse tentative de restructuration, STANDFUSS aura eu le mérite d'attirer à nouveau l'attention sur le caractère taxinomique déterminant représenté par la liture argentée et de séparer l'ensemble italo-sicilien des ibériques et des crétois.

VERTY, auteur très prolifique de plus de cent cinquante publications et créateur de près de deux mille désignations taxinomiques de valeur inégale, ne pouvait rester indifférent aux problèmes posés par le complexe *pamphilus*. Comme toujours, il en donne une interprétation bien personnelle à travers laquelle il apparaît à la fois irritant par son goût immodéré du morcellement infraspécifique, déroutant par son recours à une terminologie taxinomique inofficielle, mais néanmoins séduisant par sa vision incontestablement moderne et biologique de la notion d'espèce.

Initialement tenté (1916 et 1925) de considérer *C. lyllus* comme espèce, il revient plus tard sur cette assignation, préférant le ranger dans ses « exerges », catégorie de son invention, difficile à définir, qui s'apparente à ce que l'on peut aujourd'hui considérer comme une sous-espèce géographique « forte », résultant d'un courant migratoire de peuplement (BLONDEL, 1995).

Aussi étrange que cela puisse paraître de la part d'un observateur d'une telle perspicacité, il ne parle jamais, dans ses descriptions pourtant détaillées, de la liture argentée et

n'a donc visiblement pas été conscient du rôle discriminant que sa présence ou son absence pouvait jouer.

En 1926, il est amené à subdiviser son « exerge *lyllus* ». Il décrit ainsi plusieurs « races », vernaies et estivales, pour les populations maghrébines, ibériques (race *lyllus* !) et sardes. Il ajoute quelques « races transitionnelles » pour les populations de Sicile et d'Asie centrale. Les autres « exerges » de son complexe *pamphilus* sont représentés par *C. thyrsis*, ainsi que par *C. pamphilus*, ce dernier réparti en trois « groupes », eux-mêmes encore fragmentés en de nombreuses « races ».

À l'évidence, sa classification n'est pas simple. L'utilisation d'une cinquantaine de noms différents est réhébitorie et le recours au même terme, comme par exemple celui de *pamphilus*, pour désigner successivement l'« exerge », le « groupe » et la « race », ajoute à la confusion. On ne saurait cependant lui dénier une certaine logique analytique. À une époque où la conception typologique de l'espèce est largement dominante, VERTY fait preuve de courage et d'originalité en inventant une terminologie qui lui semble mieux refléter la réalité évolutive des groupes phylogénétiquement jeunes.

Bien qu'il se soit fondé sur une description lacunaire, ignorant l'existence de la ligne argentée et attachant une importance prévalente à la bipartition de la bordure marginale, VERTY parvient cependant, dans le cadre taxinomique qui nous intéresse ici, à réunir en un sous-ensemble les « vrais *lyllus* » d'Afrique du Nord, de la péninsule Ibérique et de Sardaigne et à l'en distinguer de celui des « faux *lyllus* » de Sicile.

Toujours trop diviseur, souvent trop imprécis dans ses descriptions, peut-être trop novateur pour les esprits du début du siècle, VERTY n'aura pas eu l'audience qu'il méritait et n'aura que peu contribué, malgré tous ses efforts, à clarifier l'imbraglio taxinomique du complexe *pamphilus*.

Je terminerai cette énumération délibérément électorale par l'évocation d'une étude chorologique moins connue de REING (1950), dont l'attention a été incidemment frappée par la curieuse répartition géographique des « races » de *Coenonympha pamphilus* pourvues d'une ligne plombée. Il dessine ainsi, sur la base de ce seul critère, une aire de distribution discontinue qui correspond dans une large mesure à la réalité, puisqu'elle s'étend du sud du Turkménistan à l'Afrique du Nord et à l'Espagne, incluant la Crète avec son endémique vicariant *Coenonympha thyrsis*, et excluant à juste titre la Sicile. Elle serait complète si le sud du Portugal, les Baléares et la Sardaigne en faisaient partie.

Présentation taxinomique

Il est nécessaire ici d'anticiper brièvement sur les conclusions de cette étude du complexe *pamphilus* qui aboutit à la constitution d'un groupe de trois espèces, deux d'entre elles monotypiques, *C. lyllus* et *C. thyrsis*, proches l'une de l'autre par la morphologie de l'imago comme par celle du premier stade larvaire, l'autre, *C. pamphilus*, plus difficile à cerner en raison de son polytypisme et de sa variabilité écophénotypique, mais se distinguant toujours des deux autres au premier stade larvaire.

Je procèderai à une réévaluation critique des différents éléments de description tels qu'ils apparaissent dans ces trois ensembles taxinomiques, en insistant particulièrement sur l'aspect des individus de génération estivale. Mais avant d'aborder la comparaison entre *C. lyllus* et les deux autres espèces *C. thyrsis* et *C. pamphilus*, il importe de consacrer

quelques efforts à clarifier la situation taxinomique confuse entourant cette dernière depuis près d'un siècle.

En effet, la variabilité géographique et altitudinale de *C. pamphilus*, associée à son plurivoltinisme habituel, a engendré nombre de désignations infraspécifiques, amalgame assez disparate de formes individuelles et saisonnières, de micro-races géographiques et écologiques ainsi que de sous-espèces mal définies, pour la plupart infondées. Leur discussion dans le détail dépasserait largement le cadre de ce travail. Il m'a paru toutefois nécessaire d'indiquer, dans une démarche aussi réductrice que possible, les dénominations infraspécifiques qui méritaient, à mon sens, d'être conservées.

J'ai ainsi été amené à subdiviser *C. pamphilus* en six sous-espèces, soit, en plus de la sous-espèce nominale *pamphilus*, les sous-espèces *centralis*, *australis*, *sicula*, *marginata* et *neolyllus*. *C. lyllus*, objet principal de cette étude, sera comparé avec chacune d'entre elles et, de manière plus approfondie, avec *sicula* et *neolyllus*, qui lui ressemblent beaucoup.

Sans vouloir ignorer les innombrables discussions concernant la catégorie taxinomique de sous-espèce depuis près de trente ans au sein de la communauté scientifique, je me suis fortement inspiré de la définition intéressante et originale qu'en donne DE JONG (1972), dans son étude du genre *Pyrgus* : « Une sous-espèce est un groupe de populations d'une espèce, isolé géographiquement à présent ou dans le passé, qui peut être distingué par un ou plusieurs caractères d'autres groupes de populations de la même espèce ».

Cette conception de la sous-espèce, non seulement taxinomique, mais paléozoogéographique, admet la possibilité d'un certain degré de variabilité infrasubspécifique tout comme celle d'une démarcation parfois imprécise entre deux ou plusieurs sous-espèces lors d'intergradation secondaire.

J'ai été également sensible aux arguments de KWITON (1987, 1988), qui, relativisant la signification réelle des catégories de la systématique traditionnelle, a très bien résumé les implications théoriques et pratiques qui découlent d'une attitude évolutionniste soucieuse d'établir un lien entre taxinomie et zoogéographie.

En fait, la plupart des sous-espèces de *C. pamphilus*, par définition interfécondes et d'origine post-glaciaire récente, s'hybrident lors de contacts en périphérie de leurs aires de répartition et perdent progressivement leurs caractères distinctifs. Leur reconnaissance catégorielle reste néanmoins d'une très grande utilité pratique pour l'étude de biogéographie évolutive qui va suivre.

Par ailleurs, je suis resté fidèle à l'écriture trinominale classique, reconnue par le Code International de la Nomenclature Zoologique, qui me paraît infiniment plus maniable que les désignations vernaculaires avec indication de provenance, proposées en remplacement par certains auteurs comme WILSON & BROWN (1953).

L'ensemble taxinomique qui nous intéresse ici se présente alors comme suit :

Complexe *pamphilus*

Genre : *Coenonympha* Hübner, 1819

C. pamphilus Linné, 1758

Sous-espèces :

C. pamphilus centralis Verity, 1926

C. pamphilus australis Verity, 1914

C. pamphilus sicula Zeller, 1847

C. pamphilus marginata Rühl, 1895

C. pamphilus neolyllus Latini, 1950
C. pamphilus pamphilus Linné, 1758

C. lyllus Esper, 1805

C. thyrsis Freyer, 1845

En préambule et avant d'aborder l'étude détaillée de *C. lyllus*, il m'a semblé indispensable d'analyser d'un peu plus près la variabilité géographique de *Coenonympha pamphilus*, d'évoquer la genèse des nombreuses désignations taxinomiques qui s'y rattachent, d'en faire la critique et de justifier, dans la mesure du possible, mes propres choix.

Coenonympha pamphilus, espèce paléarctique, occupe presque l'ensemble de l'Europe, incluant les îles Britanniques, la moitié nord de la péninsule Ibérique, la Corse, l'Italie continentale, la Sicile et Malte, les Balkans, une partie de la Turquie et du Moyen-Orient, et s'étend vers l'est à travers la Russie jusqu'aux républiques asiatiques de l'Ouzbékistan, du Tadjikistan et du Kirghizistan.

Il est évident qu'une répartition aussi vaste implique nécessairement un polymorphisme considérable. Certains caractères discriminants évoluent, quelles que soient les générations considérées, de façon partiellement clinale en fonction de la latitude (taille plus grande, couleur plus fauve et plus vive, ornementation plus riche et plus contrastée en allant du nord au sud), de la longitude (bordures marginales plus larges et plus foncées en allant de l'ouest vers l'est) et de l'altitude (taille plus petite, coloration plus foncée et ornementation plus terne en passant de la plaine aux étages montagnards et subalpins).

L'intrication entre une variabilité écophénotypique manifestement non génétique tout comme l'intergradation progressive, parfois presque clinale, de caractères appartenant à des races géographiques autrefois séparées, rendent l'analyse taxinomique particulièrement ardue et, avouons-le, non dépourvue de subjectivité.

Certaines descriptions infraspécifiques m'ont paru mériter un commentaire plus approfondi, soit parce qu'elles apparaissent à répétition dans la plupart des travaux consacrés au complexe *pamphilus* et qu'elles sont, de ce fait, connues de tout entomologiste, soit encore parce qu'elles ont été retenues par DAVENPORT, auteur de la plus récente révision du genre *Coenonympha* (1941), soit enfin parce qu'elles figurent dans certaines études faunistiques affinées concernant quelques pays ou régions particulièrement bien inventoriés. Il me sera ensuite loisible d'introduire les six sous-espèces retenues et d'en motiver leur sélection.

La moitié des quelque quarante dénominations subsécifiques, ou supposées telles, que l'on peut relever dans la littérature rhopalocérique, sont l'œuvre de VERITY, et près d'un cinquième, celle de STAUDER — deux auteurs bien connus pour leur esprit taxinomique très diviseur et leur besoin presque incontrôlé de tout baptiser.

Frappé par la différenciation nord-sud de la sous-espèce nominale *pamphilus*, décrite de Suède où elle semble monovoltine, VERITY, dans un premier temps, en a distingué les populations de première génération du sud de l'arc alpo-carpathique sous l'appellation bien connue, mais fort mal décrite, d'*australis* (1914). Prenant ultérieurement conscience de l'existence de formes géographiques intermédiaires les séparant, il a estimé utile de créer le terme d'*emiaustralis* (1919) pour les formes de la partie méridionale de l'Europe continentale, puis celui de *centralis* (1926) pour celles de ses parties centrale et surtout occidentale, le terme *pamphilus* restant dès lors réservé de manière restrictive aux exemplaires scandinaves.

Le faciès *centralis* se signale par un graphisme alaire très contrasté (« variegated »), qui résulte principalement de l'importance de la bande claire post-discopale de la face ventrale des ailes postérieures, tranchant avec la couleur foncée de l'aire basale. Cet aspect est très caractéristique chez les exemplaires originaires de l'extrême nord du Portugal et de Galice. Il s'exprime au même degré chez les populations de Grande-Bretagne, dont je tiens à souligner ici la frappante ressemblance avec les ibériques. Il prévalait encore, moins tranché, sur toute la façade atlantique de l'Europe (*centralis* a d'ailleurs été décrit à partir d'exemplaires provenant de Chantonay, en Vendée), puis s'atténue vers le centre du continent.

C'est pour ce groupe de populations de l'ouest de l'Europe, dont la différenciation taxinomique s'est probablement déroulée dans une sous-unité lusitanienne du refuge glaciaire atlanto-méditerranéen, que je pense justifié de retenir la désignation subspécifique *C. pamphilus centralis* Verity, 1926.

Le faciès *australis* est surtout caractéristique pour la génération vernale. Il se traduit essentiellement par la couleur fauve vif de la face dorsale, par une bordure marginale nette plutôt étroite et foncée, ainsi que par l'absence de dessins bien marqués sur la face ventrale.

Le bi- ou trivoltinisme des populations méridionales entraîne, le plus souvent, un changement d'aspect estival que VERITY et d'autres auteurs ont jugé bon de baptiser de différents noms, suivant qu'il se caractérise par une accentuation de la bordure noire marginale (*latenigrata* Verity, 1919 ; *nigrita* Stauder, 1924 ; *latecana* Verity, 1926) ou par un certain degré de ressemblance avec *lyllus* (*emilyllus* Verity, 1919). Ces différences saisonnières n'ont pas d'existence reconnue par le Code International de la Nomenclature Zoologique et n'ont, par conséquent, qu'un intérêt purement descriptif.

Il me paraît légitime de maintenir la désignation subspécifique *C. pamphilus australis* Verity, 1914, pour ce groupe de populations du sud de l'arc alpo-carpathique, reflet d'une différenciation dans ses refuges glaciaires adriato-méditerranéen et, en partie, atlanto-méditerranéen (ibérique-oriental). *C. p. australis* occupe aujourd'hui l'Italie continentale, la Corse, le sud de la France, la Catalogne et s'étend vers l'est à travers la partie occidentale de l'ex-Yougoslavie jusque dans certains pays danubiens.

En Sicile vole une forme longtemps confondue avec *lyllus* dans sa génération estivale, bien différente des exemplaires du sud de l'Italie dont elle n'est pourtant séparée que par le détroit de Messine, forme que l'on retrouve aussi à Malte. Il s'agit de la sous-espèce *C. pamphilus sicula*, désignation de ZELLER datant de 1847, dont l'antériorité sur *gigas* Verity, 1919, et sur *siculella* Verity, 1953, ne fait pas de doute, mais dont l'histoire mérite un commentaire.

En effet, ZELLER a voulu décrire et dénommer la « variété » de printemps des *pamphilus* siciliens, la « variété » d'été étant pour lui évidemment représentée par *lyllus*. Rappelons que, selon sa conception, ce dernier correspondait simplement à « la variété estivale de *pamphilus* dans le Midi ou à un produit occasionnel des saisons chaudes ». Il prenait d'ailleurs la peine de préciser, à juste titre, qu'il était toujours dépourvu de ligne argentée au revers de ses ailes.

J'estime aujourd'hui que le « vrai » *C. lyllus* n'existe ni en Sicile, ni à Malte. Je pense logique de ne conserver que le terme *sicula* Zeller, 1847, sans discrimination de générations, pour désigner cette sous-espèce géographique parfaitement délimitée, isolée depuis longtemps dans l'archipel siculo-maltaise, qui lui a également servi de refuge glaciaire.

La différenciation ouest-est des *pamphilus* du sud de l'Europe se traduit, comme nous l'avons dit, par le développement d'une bordure marginale large et foncée de plus en plus nette à mesure que l'on se dirige vers l'est. Les individus porteurs de ce signe distinctif ont reçu le nom bien connu de *marginata* Rühl, 1895, désignation taxinomique dont la paternité controversée, parfois attribuée à STAUDER, a fait l'objet d'une mise au point convaincante par STAUDER en 1923. Occasionnel en Europe centrale, ce caractère devient plus fréquent dans le sud-est de la France et surtout sur la côte adriatique de l'Italie — selon VERITY (1953), *australis* faisait partie intégrante de son « *exerge marginata* » —, puis le long de la côte maritime de l'ex-Yougoslavie, jusqu'à devenir prévalent dans les Balkans.

Dans une partie des pays danubiens méridionaux, sur le pourtour de la mer Egée et en Anatolie occidentale, le faciès *marginata* peut être qualifié de constant. Il résulte manifestement d'une différenciation dans le refuge glaciaire ponto-méditerranéen et justifie le maintien de *C. pamphilus marginata* au rang de sous-espèce bien définie dans cette région. Vers l'ouest et vers le nord, l'atténuation clinale de ses caractères distinctifs découle, une fois encore, de son intergradation secondaire avec les sous-espèces voisines *australis* et *pamphilus*.

Toujours en direction de l'Orient, il me paraît judicieux de distinguer une cinquième sous-espèce, *C. pamphilus neolyllus* Lattin, 1950, dont l'aire de répartition s'étend de l'Anatolie centrale et méridionale au Liban, au nord de l'Irak et à une partie de l'Iran septentrional. Sa différenciation subs spécifique, probablement ancienne, s'est maintenue et développée lors des diverses périodes d'isolement glaciaire dans son refuge tauro-méditerranéen.

Elle ressemble beaucoup à *C. lyllus*, comme sa désignation par G. de LATTIN l'indique avec un peu trop d'insistance étymologique. Elle se démarque cependant aussi bien des formes du nord de la Turquie et des pays du Caucase, qui se rattachent à la sous-espèce nominale centreuropéo-asiatique *C. p. pamphilus*, que des populations de l'ouest anatolien, relevant de la sous-espèce *C. p. marginata*.

J'en arrive à la dernière entité subs spécifique retenue, la sous-espèce nominale *C. pamphilus pamphilus* Linné, 1758, qui occupe l'ensemble de l'Europe centro-septentrionale et l'Asie occidentale de chaque côté de l'Oural, limitée grossièrement vers le sud par les principales chaînes de montagnes transversales représentées par les Alpes et les Carpathes, le Caucase et les divers massifs au nord de l'Iran.

Relativement homogène dans son habitus sur la majeure partie de son aire de répartition, partiellement métissée à l'ouest par son contact avec *centralis*, au sud avec *australis* et *marginata*, elle représente un élément sibérien d'extension postglaciaire récente, qui a recolonisé ses territoires eurasiatiques à partir de refuges glaciaires caspiens et turkéstaniens.

En périphérie de l'aire de distribution considérée, certains auteurs ont cru discerner des sous-espèces géographiques valables, telles que *winbladti* Nordström, 1935, dans le nord-est de la Suède, *scota* Verity, 1911, *londonii* Verity, 1926, et *rhodensis* Harrison, 1948, en Grande-Bretagne, ainsi que *barcinonis* Verity, 1926, en Catalogne, ou encore *ferghana* Stauder, 1924, *fulvolactea* Verity, 1926, et *infrarasa* Verity, 1926, dans les provinces asiatiques du sud de l'ex-Union Soviétique.

La différenciation altitudinale a engendré également quelques désignations nominatives de peu d'intérêt comme celles d'*altopirenaica* Sagarra, 1930, dans les Pyrénées,

foeda Verity, 1926, en Catalogne, *thanatos* Stauder, 1924, dans la chaîne du Jura suisse, *ferrea* Verity, 1926, dans le sud des Alpes italo-suisse, *extrisa* Verity, 1926, en Asie mineure, ou encore *asiaemontium* Verity, 1926, dans le massif de l'Altaï.

Ces entités taxinomiques, soit peu caractérisées et mal délimitées géographiquement, soit d'origine purement écophénotypique, ne sont plus mentionnées, ou avec réserve, dans les études faunistiques les plus récentes consacrées à ces diverses régions (HENRIKSEN & KRUTZER, 1982, pour la Scandinavie ; EMMET & HEATH, 1990, pour la Grande-Bretagne ; FERNÁNDEZ RUBIO, 1991, pour la péninsule Ibérique ; V. LUKHTANOV & A. LUKHTANOV, 1994, pour l'Asie occidentale ex-soviétique).

Ce rapide survol rend bien compte des difficultés rencontrées par les anciens entomologistes lorsqu'ils se trouvaient confrontés à une espèce polymorphe largement répandue dont certains caractères varient de manière clinale ou discordante. Si la profusion des termes créés pour les décrire témoigne d'une indéniable finesse d'observation, elle dérange par le fait qu'elle encombre durablement et inutilement la littérature consacrée au complexe *pamphilus*.

À la décharge des descripteurs prolifiques du début du siècle, il convient peut-être de rappeler les conditions dans lesquelles ils entreprenaient, en précurseurs, leur œuvre de taxinomistes. Ne disposant pas des moyens de déplacement actuels, ils étaient tributaires, dans une large mesure, de quelques collecteurs dispersés, parfois professionnels, chargés de leur remettre leurs récoltes entomologiques souvent restreintes ou trop ponctuelles.

L'étude de certaines grandes collections de référence, comme celle de VARRY, conservée en grande partie au Museo Zoologico de La Specola à Florence, est à ce titre particulièrement instructive. Chacune des entités taxinomiques proposées paraît à première vue homogène, bien observée et relativement bien démarquée des autres.

Une analyse plus attentive fait cependant ressortir certains biais. Tout d'abord, le nombre d'exemplaires est souvent trop restreint selon les exigences de la taxinomie moderne et donne, de ce fait, une impression fictive d'uniformité qui masque le degré réel de variabilité individuelle. Ensuite, le faible étalement dans le temps des dates de capture atténue ou parfois exagère artificiellement la variabilité saisonnière ou intergénérationnelle. Enfin, l'éloignement souvent trop important des lieux de provenance ne rend pas compte du caractère insidieux, progressif ou franchement clinal de la variabilité géographique.

L'examen d'un matériel plus abondant, prélevé sur plusieurs périodes et selon une trame géographique plus serrée, estompe à tel point ce morcellement en ensembles illusoirement homogènes qu'il impose l'abandon de la très grande majorité de ces désignations infraspécifiques.

Pour résumer, je considère donc que le complexe *pamphilus* est représenté par trois espèces à très large répartition méditerranéo-eurasiatique dont le regroupement se réfère à une histoire évolutive récente. J'en ai représenté, de manière schématique, la répartition géographique (fig. 1 a, 1 b et 1 c).

La première, *Coenonympha pamphilus*, fortement polymorphe et polytypique, occupe une large partie de l'Europe et de l'Asie occidentale. Elle regroupe, sur un fond de variation complexe et d'intergradation secondaire partiellement clinale, six sous-espèces : *centralis* (Europe occidentale), *australis* (sud de l'arc alpo-carpathique), *sicula* (Sicile et Malte), *marginata* (Balkans et Anatolie occidentale), *neolyllus* (Moyen-Orient) et *pamphilus* (Europe centro-septentrionale et Asie centro-occidentale).



FIG. 1 a. — Carte schématique de la répartition de *Coenonympha pamphilus* Linné



FIG. 1 b. — Carte schématique de la répartition de *Coenonympha lyllus* Esper



FIG. 1 c. — Carte schématique de la répartition de *Coenonympha thyrsis* Freyer

La deuxième, *Coenonympha lyllus*, sans variabilité infraspécifique notable, s'étend de l'Afrique du Nord et de la majeure partie de la péninsule Ibérique aux îles Baléares, à la Sardaigne et à quelques régions du Moyen-Orient. Elle est en proche contact avec *Coenonympha pamphilus* au nord du Portugal et de l'Espagne, ainsi qu'au Moyen-Orient où la situation précise reste toutefois mal connue.

La troisième, *Coenonympha thyrsis*, est une espèce vicariante, endémique insulaire de Crète, totalement isolée des deux autres.

Une carte générale synthétise l'aire de distribution globale de l'ensemble du complexe *pamphilus*, espèces et sous-espèces confondues (fig. 2). Les relevés géographiques précis concernant *Coenonympha lyllus*, objet principal de cette étude, seront indiqués ultérieurement sur des cartes détaillées pour l'ensemble de son aire de répartition.

Insistons encore sur le fait que cet arrangement taxinomique n'exprime pas seulement le résultat d'une analyse fondée sur des considérations morphologiques différentes, mais qu'il se veut également le reflet d'une histoire évolutive de structure et d'ancienneté différentes.

Coenonympha lyllus et *Coenonympha thyrsis*, très proches à plus d'un titre, sont les descendants actuels probables d'une espèce ancestrale venue d'Asie centro-méridionale, qui a colonisé le sud de l'Europe, l'Afrique du Nord et la Crète lors d'une première vague d'immigration préglaciaire.

L'isolement insulaire de *C. thyrsis* en a accentué la singularité, aboutissant à son allospéciation actuelle.



FIG. 2. — Carte schématique de la répartition géographique des espèces et sous-espèces constitutives du complexe *pamphilus*.

L'un et l'autre ont résisté aux diverses glaciations dans les régions qu'ils occupent aujourd'hui encore.

Coenonympha pamphilus, moins thermophile, mais d'une grande souplesse d'adaptation, est apparu plus tard dans le reste de l'Europe, vers la fin du Pliocène ou pendant les périodes interglaciaires du Pléistocène. Il n'a pu survivre aux périodes glaciaires que dans divers refuges méditerranéens et proche-orientaux, devenus ultérieurement centres de dispersion. Ce polycentrisme post-glaciaire se traduit aujourd'hui par l'existence de six sous-espèces, chacune d'entre elles pouvant être attribuée à un refuge précis : le refuge atlanto-méditerranéen pour *centralis*, adriato-méditerranéen pour *australis*, siculo-malais pour *sicula*, ponto-méditerranéen pour *marginata*, tauro-méditerranéen pour *neolyllus* et caspien et turkestanien pour *pamphilus*.

La faible durée de l'isolement géographique péri- et postglaciaire n'a pas entraîné un degré de différenciation suffisant pour l'établissement d'une barrière reproductive. La rapide et dynamique reconquête des anciens territoires libérés par les glaces s'est accompagnée d'un retour en contact et d'une intergradation secondaire encore en cours, qui contribue au polymorphisme complexe observé de nos jours et estompe les caractères subsécifiques en périphérie des aires de distribution.

J'ai choisi quelques exemplaires particulièrement typiques, mâles et femelles, tous de génération estivale, pour figurer ces huit taxa (fig. 3 et fig. 4 a à 4 c).

Description critique de *Coenonympha lyllus* Esper

Je me propose, à présent, de développer et de discuter successivement chacun des critères distinctifs retenus, tels qu'ils se présentent chez *Coenonympha lyllus* et, par comparaison, chez les autres représentants du complexe *pamphilus*.

Pour éviter d'alourdir exagérément le texte de cette description différentielle, les formulations taxinomiques complètes utilisées jusqu'ici ne seront pas répétées. Il sera fait mention de *C. lyllus*, *C. thyrus* et *C. pamphilus*, lorsqu'il s'agit des trois espèces constitutives du complexe *pamphilus*. Les sous-espèces de *Coenonympha pamphilus* seront simplement désignées par les termes *centralis*, *australis*, *sicula*, *marginata*, *neolyllus* et *pamphilus*.

Ornementation alaire

Face dorsale

Ailes antérieure et postérieure

Couleur

La plupart des descriptions anciennes insistent sur la dominante jaune d'ocre lumineuse, parfois qualifiée de fauve, de la couleur de base de *C. lyllus*. Elle s'oppose au fauve chamoisé plus terne de *pamphilus* et de *centralis*. Ce caractère différentiel n'est toutefois pas de grande valeur pour séparer *C. thyrus*, *australis*, *sicula*, *marginata* et *neolyllus*, ni, sur ce point, pour les en distinguer de *C. lyllus*.

Bordure marginale

Il est apparu très tôt que la bordure grise plutôt discrète de *C. pamphilus* faisait place chez *C. lyllus* à une marge beaucoup plus foncée, mieux démarquée du reste de l'aile, parfois en lunules discontinues aux postérieures.



FIG. 3. — *Coenonympha lyllus* Esper et *Coenonympha rhyris* Freyer. Colonne de gauche, *C. lyllus*. Colonne de droite, *C. rhyris*. Mâles en haut, femelles en bas. Faces dorsales et ventrales.

Provenances, de haut en bas. Colonne de gauche : Ifrane (Maroc) ; *idem* ; col des Zarifètes (Tlemcen, Algérie) ; *idem*. Colonne de droite : Omalôs (Crête) ; *idem* ; Gonies (Crête) ; Aghia Varvâna (Crête).



FIG. 4 a. — Sous-espèces de *Coenonympha pamphilus* Linné. Colonne de gauche, *C. p. centralis*. Colonne de droite, *C. p. australis*. Mâles en haut, femelles en bas. Faces dorsales et ventrales.

Provenances, de haut en bas. Colonne de gauche : Playa de los Donifos (Galice, Espagne) ; *idem* ; Goente (Galice, Espagne) ; *idem*. Colonne de droite : Manacore (Gargano, Italie) ; Campo Tenere (Calabre, Italie) ; Serra di Ferro (Corse) ; L'Aquila (Italie).

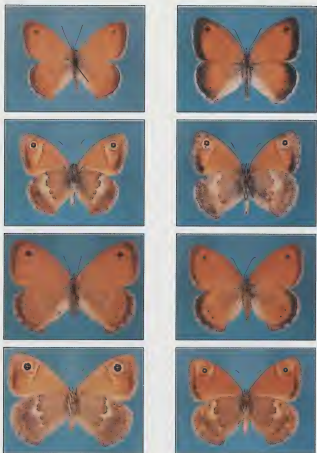


FIG. 4 b. — Sous-espèces de *Cornomorphus panyphila* Linné. Colonne de gauche, *C. p. sicalis*. Colonne de droite, *C. p. marginalis*. Mâles en haut, femelles en bas. Faces dorsales et ventrales.

Provenances, de haut en bas. Colonne de gauche : Francavilla (Sicile) ; *idem* ; Buskett (Malte) ; *idem*. Colonne de droite : Agiasos (Lesbos, Grèce) ; *idem* ; Žuljana (ex-Yougoslavie) ; *idem*.

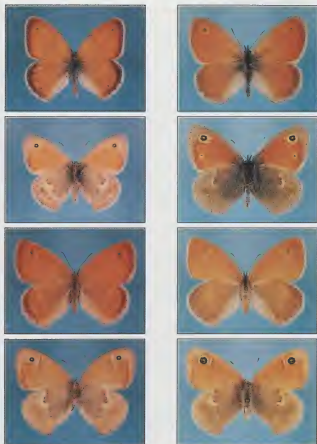


FIG. 4 c. — Sous-espèces de *Coenonympha purphilus* Linné. Colonne de gauche, *C. p. neolyllus*. Colonne de droite, *C. p. purphilus*. Mâles en haut, femelles en bas. Faces dorsales et ventrales.

Provenances, de haut en bas. Colonne de gauche : Mosul (= Al-Mawsil) (Irak) ; Akşehir, Sultan Dağ (= Sultan Dağları) (Turquie) ; *idem* ; *idem*. Colonne de droite : Plan-les-Quates (Suisse) ; *idem* ; Cologne (Allemagne) ; Dardagny (Suisse).

OCHSENHEIMER (1807, 1816) a fait observer que cette bande était séparée en deux (bipartite) par une fine ligne de la même couleur que le fond de l'aile. Pour SCHWANWITSCH (1935), il s'agirait de la persistance de deux des trois lignes marginales externes caractéristiques du prototype des Nymphaloides, la distale (externa 1) et la proximale (externa 3).

Ce critère important n'est cependant pas d'une constance absolue chez *C. lyllus*. La bipartition est parfois absente, surtout à la première génération, très souvent limitée aux ailes postérieures, plus rarement étendue aux antérieures.

Il prend en revanche toute son ampleur chez *C. thyrsis*, où le dédoublement de la bordure marginale concerne toujours les deux ailes sur leurs deux faces et contribue pour beaucoup à la constitution de son faciès particulier.

Cette bipartition est complètement absente chez les *pamphilus* d'Europe septentrionale et centrale, de même que chez *centralis* et *marginata*, mais elle peut apparaître occasionnellement, à l'état d'ébauche et seulement aux ailes postérieures, chez certains *pamphilus* estivaux d'Asie centro-méridionale. Je l'ai ainsi relevée chez quelques spécimens provenant d'Arménie, de Sibérie méridionale, d'Ouzbékistan et du Tadjikistan. On l'observe également chez certains *australis* du Midi de la France et de Ligurie.

Ce caractère est relativement constant chez *sicula*, alors qu'il est moins net et beaucoup plus variable chez *neollyllus*.

Face ventrale

Alle antérieure

Macule foncée prémarginale

OCHSENHEIMER est le premier à avoir signalé chez *C. lyllus* une tache foncée prémarginale s'étendant du milieu de l'aile au tornus, qualifiée ultérieurement par GODART de flexueuse. Il s'agit en fait d'un élargissement et d'une accentuation de la couleur noirâtre de la bordure marginale. Ce caractère est effectivement assez constant chez *C. lyllus*, mais à des degrés d'expression variables et surtout visible chez les exemplaires de génération(s) estivale(s).

Sur ce point, *C. thyrsis* est bien différent, en ce sens qu'il conserve une bordure marginale nette, homogène ou à peine accentuée vers le tornus, qui s'étend à l'aile postérieure et présente la même et frappante bipartition que sur la face dorsale.

On retrouve chez certains *australis* du sud de l'Europe un discret noircissement de la bande marginale, sans commune mesure toutefois avec ce que l'on constate chez *C. lyllus*.

Sicula, en revanche, présente, lui aussi, un net renforcement maculaire noirâtre vers le tornus, alors que ce caractère n'est qu'esquissé chez *neollyllus*.

Liture argentée

J'ai déjà souligné l'importance cruciale de ce caractère morphologique. La liture argentée au revers de l'aile antérieure a été observée initialement par les auteurs qui, de même, avaient été frappés par l'originalité de la maculature noire marginale. En réalité, elle s'étend en fait fréquemment aux ailes postérieures et les deux ailes seront ici traitées ensemble. SCHWANWITSCH l'assimile à l'ornementation argentée plus ou moins complète de la ligne marginale externe proximale (externa 3), telle qu'on la retrouve chez plusieurs *Coenonympha* et d'autres Satyrinae.

Ce critère déterminant mérite une analyse approfondie que je me propose de développer à présent.

Une étude détaillée portant sur plus de trois cents *C. lyllus* originaires d'Afrique du Nord, de Sardaigne, de la péninsule Ibérique et des îles Baléares a permis de préciser l'extension de cette ligne plombée aux divers espaces internervaux des ailes antérieures et postérieures en fonction du sexe et des générations vernal et estivale(s). Un nombre équivalent d'*australis*, de *marginata*, de *sicula* et de *neollyllus* a servi de base de comparaison.

La liture argentée est constituée par le regroupement d'un nombre variable d'écailles brillantes en lunules parfois confluentes occupant un ou plusieurs espaces internervaux. Selon sa richesse en écailles nacrées et son degré d'extension à plusieurs espaces, elle peut être facilement observée à l'œil nu ou, au contraire, nécessiter un examen attentif à la loupe binoculaire, en lumière frissante. Notons ici que ces écailles typiques, souvent peu nombreuses et situées en bordure des ailes, paraissent se détacher facilement. L'absence apparente de toute lunule argentée chez les individus frottés relève ainsi parfois d'un artefact.

En se référant à la numérotation des espaces internervaux déjà proposée par HERRICH-SCHÄFFER en 1844, reprise et rendue populaire par les différents ouvrages de HIGGINS & RILEY à partir de 1970, on constate que les écailles brillantes se concentrent, pour les ailes antérieures comme pour les postérieures, de manière préférentielle dans l'espace 3 et qu'elles peuvent s'étendre de proche en proche et sans discontinuité aux espaces voisins.

J'ai représenté graphiquement, pour les mâles de générations vernal et estivale(s), ainsi que pour les femelles, le pourcentage d'individus pourvus d'une lunule argentée dans un ou plusieurs espaces internervaux (soit de 1 à 7), ou dépourvus de toute lunule (soit 0), au revers de l'aile antérieure et postérieure (fig. 5).

Indépendamment de ce groupe de référence emprunté à mon propre matériel, j'ai examiné plusieurs centaines de *C. lyllus* et *C. pamphilus* de diverses provenances dans les plus grandes collections européennes, en recherchant la présence, ne fût-ce que dans un seul espace internervural, ou l'absence totale de lunule argentée.

Cette étude, riche d'enseignements, aura permis de corriger nombre d'inexactitudes régulièrement reproduites dans la littérature rhopalocérique concernant, en particulier, les différences entre les deux sexes et, plus encore, entre les générations vernal et estivale(s).

Les informations principales qui en découlent peuvent être résumées comme suit :

— Aussi primordial que soit le critère présence/absence de liture argentée et son absence éventuelle par la perte accidentelle des écailles nacrées, force est de conclure qu'un nombre limité de sujets de *C. lyllus* pour la génération vernal (3 % chez les mâles, 7 % chez les femelles), et encore plus restreint pour les générations estivales (1 % chez les mâles, 0 % chez les femelles), est dépourvu de ce caractère. Sexes et générations confondus, l'absence de ligne plombée reste cependant fort peu fréquente (moins de 3 % des individus).

— Lorsque les ailes antérieures ne présentent aucune lunule argentée, les postérieures en sont également toujours dépourvues.

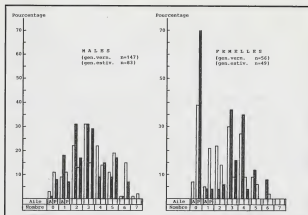


FIG. 5. — Représentation graphique de la fréquence statistique du nombre d'espaces internervaux occupés par une lunule argentée au revers des ailes antérieures et postérieures de *Comptosia lyllas* Esper. Mâles et femelles. Générations vernale et estivale(s). A = aile antérieure. P = aile postérieure. Colonnes claires, génération vernale ; colonnes foncées, génération(s) estivale(s).

— Si la lunule argentée n'occupe qu'un seul espace internervaire, il s'agit, sans exception, pour les deux sexes, de l'espace 3 des ailes antérieures.

— En désaccord avec les descriptions anciennes, on constate que, pour peu que les ailes antérieures soient porteuses d'écailles argentées, les postérieures en seront également revêtues, toutes générations confondues, chez plus de 90 % des mâles et plus de 50 % des femelles.

— Toujours en contradiction avec les interprétations classiques, on observe que, chez les mâles, le nombre d'espaces ornés d'une lunule argentée est légèrement plus important chez les individus de génération vernale (43 % de l'occurrence maximale potentielle — soit sept espaces internervaux — pour les ailes antérieures, et 48 % pour les postérieures) que chez ceux de génération(s) estivale(s) (respectivement 37 % et 45 %). Ce rapport se retrouve pour les ailes postérieures des femelles (21 % pour les individus de printemps contre 12 % pour ceux d'été), mais pas pour les antérieures (respectivement 42 % et 53 %).

— On remarque aussi que l'absence totale de liture argentée aux ailes postérieures est nettement plus fréquente chez les femelles que chez les mâles, respectivement 53 % contre 10 %, toutes générations confondues. Paradoxalement, cette absence est plus fréquente chez les individus de génération(s) estivale(s) (70 %), pourtant richement ornements, que chez ceux de génération vernale (11 %), toujours globalement plus ternes.

— Malgré cette inconstance très relative, la présence de lunule(s) argentée(s) reste le critère morphologique déterminant pour l'identification des *C. lyllus* printaniers, les autres traits caractéristiques de cette espèce n'apparaissant qu'aux générations d'été.

Chez *C. thyraxis*, la liture argentée accompagne régulièrement la ligne proximale de la bordure marginale bipartite, de l'apex au tornus pour l'aile antérieure, respectivement à l'angle anal pour la postérieure. Sa largeur et son éclat varient quelque peu, mais elle ne fait jamais défaut et s'étend toujours aux deux ailes, le plus souvent du deuxième au septième espace pour l'aile antérieure, du premier au septième pour la postérieure.

Chez *centralis*, *australis*, *marginata* et *pamphilus*, la présence d'une ligne argentée peut être qualifiée de très rare. Elle apparaît cependant occasionnellement, sous forme le plus souvent vestigiale, presque toujours limitée aux seules ailes antérieures, dans certaines populations de Galice, de Catalogne et de la zone frontière entre l'Iran et le Turkménistan, où elle exprime probablement les séquelles d'une hybridation relativement récente avec *C. lyllus*. Souvenir possible d'un contact identique, mais beaucoup plus ancien, on l'observe, à titre exceptionnel, chez quelques exemplaires isolés du Midi de la France, de Corse, des régions méridionales voisines de la mer Noire, ainsi qu'au nord-est de la mer Égée, dans l'île de Lesbos (Mytilène).

L'étude des zones de proximité géographique relative entre les deux taxa *Coenonympha lyllus* et *Coenonympha pamphilus* est intéressante à plus d'un titre et je me propose de commenter en détail, d'ouest en est et région par région, les résultats principaux de mes investigations.

Galice. Grâce à l'obligeance de M. E. H. FERNÁNDEZ VIDAL, grand connaisseur de cette belle province d'Espagne, j'ai eu l'occasion d'examiner un nombre considérable d'exemplaires de *C. pamphilus*, bien répandu dans toute la Galice, du bord de la mer aux principaux massifs montagneux de l'intérieur. J'ai, de plus, personnellement consacré beaucoup d'efforts pour mieux définir, sur le terrain, les limites de répartition hispano-lusitaniennes entre *C. lyllus* et *C. pamphilus* et pour trouver d'éventuelles zones de contact entre les deux taxa, en recourant autant que possible à l'étude des premiers stades larvaires.

En Galice ne vole que *C. pamphilus*. Son graphisme alaire, remarquable par une ornementation contrastée et une bande claire post-médiane large et bien définie, le distingue nettement de ses voisins du pied des Pyrénées et de Catalogne et le rattache très nettement à la sous-espèce *centralis*.

Comme on pouvait s'y attendre, la capsule céphalique des chenilles de premier stade est toujours de couleur verte.

Nous avons vu qu'il ressemble beaucoup aux spécimens des côtes atlantiques de la France et, plus encore, à ceux de Grande-Bretagne, que VERITY avait jugés dignes de désignations subsécifiques non retenues par les entomologistes actuels. Il paraît évident que la Galice et le nord du Portugal ont servi de refuge glaciaire et de centre direct de colonisation ou de recolonisation de l'Europe occidentale et de la Grande-Bretagne après la dernière glaciation.

La présence de lunules argentées n'y est pas rare. Elles ont été constatées chez près de 15 % des mâles et plus de 5 % des femelles, restreintes, il est vrai aux ailes antérieures et ne s'étendant qu'exceptionnellement à plus de deux espaces internervaux. Elles sont manifestement plus fréquentes dans les populations de basse altitude qui peuplent la

région côtière entre Bayona et La Corogne, mais elles s'observent aussi chez certains individus des régions montagneuses aux environs de Lago et d'Orense.

Catalogne. Malgré quelques rares points de similitude avec leurs proches parents d'Espagne occidentale, les *C. pamphilus* catalans se rattachent indéniablement aux populations du Midi de la France et appartiennent à la sous-espèce *australis*. En période estivale, les couleurs de la face ventrale s'éclaircissent, les contrastes entre les aires basale et distale s'atténuent et la bande jaune crème post-médiane, plutôt étroite, reste peu apparente.

On retrouve la présence de quelques écailles argentées sous les ailes antérieures chez près de 15 % des mâles, beaucoup plus rarement et difficilement chiffrable chez les femelles. L'aspect général, très différent de celui de *C. lyllus*, est, sans équivoque, celui d'*australis*.

Je n'ai pas observé de zones de sympatrie, ni même de parapatrie, dans cette région d'Espagne. Ces deux entités taxinomiques paraissent actuellement séparées par le large bassin de l'Èbre, fortement cultivé ou urbanisé, rendant difficile le contact entre les *australis* des Cordillères catalanes et les *C. lyllus* de la Cordillère ibérique.

La couleur toujours verte de la capsule céphalique des chenilles fraîchement écloses confirme l'appartenance à *C. pamphilus*.

Midi de la France, Italie continentale. Bien que l'ornementation des exemplaires de génération(s) estivale(s) reproduise quelques traits supposés caractéristiques de *C. lyllus*, la présence d'une liture argentée reste exceptionnelle en France (de l'ordre de 1 %) et inexistante sur l'ensemble de la péninsule Italienne.

Corse. J'ai eu l'occasion d'examiner en détail plus de deux cents *C. pamphilus* originaires de Corse, provenant de diverses localités et de générations vernale et estivale(s). Ils se distinguent non seulement par la très grande rareté de la ligne plombée (environ 1 % chez les mâles, un peu plus de 1 % chez les femelles), mais encore par leur aspect général fort éloigné de celui de *C. lyllus*.

Ils appartiennent évidemment à la sous-espèce *australis* et ressemblent beaucoup plus à leurs proches voisins d'Italie continentale qu'aux *australis* estivaux du Midi de la France.

Leur différence avec les populations de Sardaigne, constituées de *C. lyllus* bien caractéristiques, est très frappante et représente une des surprises zoogéographiques de la présente étude.

Il va sans dire que les larves de premier stade sont toujours de type *C. pamphilus*, à tête verte.

Ex-Yougoslavie, Grèce continentale, mer Noire. Je n'ai jamais observé de liture argentée chez les *C. pamphilus* d'origine ex-yougoslave ou grecque continentale, qui s'affilient, sans doute possible, à la sous-espèce *marginata*.

En revanche, je l'ai constatée chez deux femelles de Bulgarie orientale, très nette et s'étendant du deuxième au quatrième espace internervural des antérieures chez l'une, ébauchée et limitée au troisième espace chez l'autre. Aucune des dix-neuf autres femelles en ma possession, ni d'ailleurs aucun des trente et un mâles, ne présente la plus petite trace d'écailles brillantes. Comme le remarque M. R. ESSAYAN (*in litt.*) qui m'a généreusement

procuré une grande part de cet intéressant matériel, *C. pamphilus* exprime en Bulgarie l'éventail assez complet de sa variabilité potentielle, qui va jusqu'à l'apparition de quelques traits proches de *C. lyllus* pour les exemplaires estivaux du Sud-Ouest et des côtes de la mer Noire. Ce pays représente certainement une zone d'intergradation secondaire post-glaciaire entre *australis*, *marginata* et *pamphilus*, ainsi qu'un éventuel point de contact plus ancien avec *C. lyllus*, qui aurait peut-être jadis été présent dans cette région.

Dans une petite série de *C. pamphilus* originaires de l'île grecque de Lesbos (Mytilène), proche de la côte turque, j'ai été frappé par l'aspect très clair de la face ventrale de certaines femelles, alors que la face dorsale, bien qu'assez variable, correspond dans les deux sexes aux critères distinctifs de la sous-espèce *marginata*. Un mâle sur les treize capturés et deux femelles sur huit présentent, de surcroît, une faible liture argentée. Le polymorphisme surprenant de ces petites populations insulaires peut être comparé à celui observé chez les exemplaires de Bulgarie. L'explication en est probablement la même.

Enfin, j'ai également retrouvé un discret liseré argenté chez deux mâles et une femelle sur une centaine de spécimens examinés provenant du sud du Caucase, plus précisément de Grouzie (= Géorgie) et d'Arménie méridionale (Matchichevan).

Provinces orientales de l'ex-Union Soviétique. Je n'ai pas observé de liture argentée chez les nombreux *C. pamphilus* examinés provenant de la partie septentrionale de cette région, et qui occupent ainsi tout le Kazakhstan, de la mer d'Aral au Goro-Altai et, au-delà, le long du cours supérieur de la rivière Irtych, pénètrent en territoire chinois de Dżoungarie jusqu'au pied de l'Altai sino-mongol. Plus au sud, *C. pamphilus* s'observe de l'Ouzbékistan au Tadjikistan, atteignant également la Chine le long de la rivière Ili et de son affluent le Tekes, au sud de la chaîne du Borohoro. Le matériel à disposition est trop restreint pour permettre des conclusions définitives. Sur la petite centaine d'individus examinés attentivement, seule une femelle originaire des rives méridionales du lac Issyk-Koul (Kirghizistan) présente quelques lunules argentées sous les ailes antérieures. Les autres sont d'aspect banal et ne diffèrent guère des *C. pamphilus* du centre de l'Europe.

La situation est différente et très intéressante dans le sud du Turkménistan, à la frontière de l'Iran. Sur la quarantaine d'exemplaires étudiés en détail, près de la moitié des femelles et un quart des mâles possèdent une liture argentée plus ou moins nette, s'étendant parfois aux ailes postérieures. Les autres, pourtant de mêmes provenance et date de capture, sont dépourvus de toute écaille brillante.

Il ne fait guère de doute que ce polymorphisme traduit un contact probablement récent entre les *C. pamphilus* occupant les territoires asiatiques de l'ancienne Union Soviétique et les *C. lyllus* qui résident encore de nos jours, comme nous le verrons plus loin, dans les provinces iraniennes voisines du Khorosan et du Mazandarân.

Une étude plus poussée serait vivement souhaitable, bien qu'actuellement difficilement réalisable, pour établir sur le terrain les zones de parapatricie ou de sympatricie éventuelles et pour préciser la morphologie des premiers stades larvaires.

Sicile, Malte. Chez *sicula*, longtemps considéré comme un typique *C. lyllus* dans sa forme estivale, l'absence quasi constante de liture argentée représente le seul critère distinctif au stade imaginal et méritait de ce fait une investigation approfondie.

J'ai étudié en détail près de trois cents spécimens originaires, pour les deux tiers, des îles de Malte et Gozo et, pour le tiers restant, de Sicile. Je n'ai trouvé que trois mâles de générations estivales, sur plus de deux cents, présentant quelques écailles argentées

d'extension limitée dans les espaces internervaux 2 et 3 du revers des ailes antérieures, et une seule femelle sur quatre-vingts, tout aussi discrètement ornée.

En tout état de cause, l'absence de ligne plombée reste un bon critère de détermination puisque sa présence, à l'état vestigial et seulement en été, ne s'observe que chez moins de 1,5 % des individus.

La capsule céphalique toujours verte des chenilles de premier stade permet de confirmer l'appartenance de *sicula* à *C. pamphilus*.

Turquie orientale. La situation est semblable pour *neofyllus*, malgré une répartition géographique continentale et, par conséquent, moins clairement délimitée. On retrouve en effet une ébauche souvent à peine visible de lunules argentées chez moins de 2,5 % des mâles et femelles examinés, toujours exclusivement de génération(s) estivale(s).

Il est bon d'insister encore sur le fait que ces écailles argentées n'ont été relevées que chez quelques rares individus. Tous les autres représentants du même collectif, capturés au même endroit et à la même date, en sont dépourvus. Il s'agit donc bien d'un aspect phénotypique accidentel survenant au sein d'une population parfaitement homogène et non pas de la découverte de petites colonies de *C. lyllus* dispersées dans la zone de répartition géographique de *neofyllus*. Peut-être cette ébauche de ligne argentée reste-t-elle néanmoins la trace génétique d'un ancien contact avec *C. lyllus*.

Bien entendu, les larves fraîchement écloses sont du type à tête verte.

Strie rougeâtre oblique

Cette strie est déjà signalée dans les descriptions les plus anciennes de *C. lyllus*. Elle existe chez la majorité des individus, surtout de génération(s) estivale(s), parfois ébauchée, parfois étendue, se dirigeant toujours très obliquement vers le tornus.

Pareille chez *C. thyrsis*, elle sépare très nettement l'aire basale de couleur fauve, de l'aire distale jaune clair.

Elle est absente ou obsolète chez *centralis*, *australis*, *marginata* et *pamphilus*, ne s'éloignant guère de la costa et prenant une direction moins oblique.

On la retrouve un peu plus nettement chez *sicula* et, à un moindre degré d'expression, chez *neofyllus*, mais toujours plus discrète et moins oblique que chez *C. lyllus*.

Aile postérieure

Couleur et graphisme

La teinte générale gris-jaune pâle est mentionnée dans les descriptions originales de *C. lyllus* et déjà considérée comme critère distinctif particulièrement important. Une ligne ondulée en ourlet continu ou fragmenté, souvent très visible, sépare l'aire basale, un peu plus foncée et parfois parsemée de mouchetures grises ou brunes, de la distale plus claire et plus jaune. Cette description vaut surtout pour les générations estivales, les individus de printemps plus foncés étant infiniment moins caractéristiques.

On retrouve un graphisme similaire chez *C. thyrsis*, bien que la couleur de l'aire basale, plus foncée que chez *C. lyllus*, estompe souvent l'ourlet qui la démarque de l'aire distale.

Chez *centralis*, la couleur de la partie distale de l'aile varie du brun pâle à l'ocre et se distingue d'autant plus de l'aire basale plus foncée qu'elle en est séparée par une nette bande claire post-discopale qui en fait la caractéristique.



Caractères essentiels	Concomyphus lyllus	Concomyphus thyridus	Concomyphus p. pauphilus	Concomyphus p. centralis	Concomyphus p. australis	Concomyphus p. marginatus	Concomyphus p. alatus	Concomyphus p. mesilylus
1. Face dorsale 1.1. Couler	laine vif	laine vif	éclat charnois	éclat charnois	laine vif	laine vif	laine vif	laine vif
1.2. Aspect de la bordure marginale	bras finet ou noir, plutôt brulé, généralement bien délimité du côté proximal, parfois discontinu	comme chez lyllus	gris ou bruniâtre, strié ou presquement large, mal délimité du côté proximal	comme chez p. pauphilus	bras finet ou noir	bras finet ou noir, parfois bruniâtre large, plus ou moins bien délimité	comme chez lyllus	comme chez lyllus
1.3. Bipartition	presque toujours présente à l'axe postérieur, parfois sur deux paires d'ailes	presque toujours présente sur deux paires d'ailes	presque toujours inexistante	presque toujours inexistante	presque toujours inexistante	inexistante	comme chez lyllus	comme chez lyllus
2. Face ventrale, aile antérieure 2.1. Manduc breux postmédiane	croisante mais variable, entre le notum et le stigmate espace intermédiaire	occupée par une bordure marginale brune, bipartite, s'étendant à l'axe postérieur	parfois engainée	le plus souvent inexistante	parfois engainée	parfois engainée	comme chez lyllus	engainée
2.2. Ligne argente	continue à toute l'extension aux ailes antérieures, atteignant les ailes postérieures dans 10 % des cas. Parfois réduite à quelques dentelles	continue, fragmentée et s'étendant sur deux paires d'ailes, sans exceptions	absente (sauf très rares exceptions)	absente (sauf très rares exceptions)	absente (sauf très rares exceptions)	absente	absente (sauf très rares exceptions)	absente (sauf très rares exceptions)
2.3. Strie coarctée oblique	la plus souvent nulle, dendroïde, très oblique	nulle, dendroïde, très oblique	absente ou ébauchée, incomplète, peu oblique	comme chez p. pauphilus	comme chez p. pauphilus	comme chez p. pauphilus	variable, le plus souvent incomplète, peu oblique	peu apparente, incomplète, peu oblique
3. Face ventrale, aile postérieure 3.1. Couler	gris jaunâtre pâle avec l'axe bruniâtre finet, notement soigné	gris jaunâtre pâle avec l'axe bruniâtre finet, notement soigné	gris-brun, parfois rosâtre, avec l'axe bruniâtre souvent indistinct et non soigné	gris-brun avec l'axe bruniâtre bien distinct, notement plus finet que la dorsale, non soigné	très variable, gris-brun, en miroir avec l'axe bruniâtre finet et soigné	comme chez p. australis	comme chez lyllus	gris jaunâtre pâle ; axe bruniâtre peu marqué, aux limites floues, non soigné
3.2. Bande claire post-médiane	peu distincte, souvent confondue dans la couleur claire de l'axe dorsal	bien visible, large, complète, se confondant avec l'axe dorsal et incluant les ailes	variable, peu apparente ou incomplète	bien visible, large, souvent complète, accolée par le croissant avec l'axe postmédiane finet	variable, souvent visible, mais plate bruniâtre et généralement incomplète	comme chez p. australis	comme chez lyllus, mais la plus souvent assez distincte	comme chez lyllus
3.3. Oscillation	très souvent incomplète de 2 à 10 petits verres pupillaires, peu frappante	très souvent incomplète de 2 à 10 petits verres pupillaires bien visibles, transparents sur la face dorsale	très souvent incomplète de petits verres très variable, le plus souvent peu apparente	comme chez p. pauphilus	comme chez p. pauphilus	comme chez p. pauphilus, mais transparents très souvent sur la face dorsale	comme chez lyllus	oscillation incomplète, souvent à peine visible
4. Extensibilité antennaire	rarement visible sur la face ventrale des 8 à 10 derniers articles, dans les deux sexes	sauf disposition d'articles sur les deux faces des 8-10 derniers articles ; females, sur la face ventrale des 15 derniers	comme chez lyllus	comme chez lyllus	comme chez lyllus	comme chez lyllus	comme chez lyllus	comme chez lyllus
5. Couleur de la capsule ophthalmo de la chenille de premier stade (L1)	noir ou brun finet	noir	verte	verte	verte	verte	verte	verte

FIG. 6. — Tableau synoptique des caractères distinctifs des différents taxa du complexe pauphilus.



Chez *australis*, *marginata* et *pamphilus*, la teinte dominante est grise ou brune, parfois roussâtre, sans nuance jaune appréciable, variant en fonction des conditions écologiques et altitudinales. L'aire basale, parfois indistincte, n'est pas ourlée.

Sicula, par la couleur et le dessin du revers de ses ailes postérieures, ne saurait être distingué de *C. lyllus*.

En revanche, *neolyllus*, tout en s'alignant sur le même modèle, en diffère par sa pâleur généralisée et l'atténuation des contrastes.

Ocellation

C. lyllus possède une série de deux à six très petits ocelles noirs pupillés de blanc nacré, très discrètement cerclés de brun clair. Selon la tonalité de la couleur qui l'entoure, ce cercle apparaît avec plus ou moins de netteté, plus pâle ou plus foncé. Les auteurs classiques, avec raison, n'ont pas prêté beaucoup d'importance à ce caractère.

Chez *C. thyrsis*, la série presque toujours complète de six ocelles bien pupillés tranchant nettement sur l'aire distale très pâle, transparaissant fréquemment sur la face dorsale de l'aile sous forme de petits points noirs pré-marginaux, en est un des caractères spécifiques.

Le type d'occellation de *C. lyllus* se retrouve en tout point semblable chez *sicula*, variable et souvent plus discret chez *centralis*, *australis*, *marginata* et *pamphilus*, franchement évanescents chez *neolyllus*.

Extrémité antennaire

J'ai évoqué dans une précédente étude (BOELLAT, 1986) l'aspect particulier de la répartition des écailles à l'extrémité des antennes de *C. thyrsis*, découvert par COUTSIS en 1977. En effet, alors que *C. lyllus*, dans les deux sexes, n'est dépourvu d'écailles que sur la face ventrale de ses huit à dix derniers articles antennaires, ce déficit s'étend aux quinze derniers articles chez la femelle de *C. thyrsis* et à tout le pourtour des huit à dix articles apicaux chez le mâle.

Sur ce point, les six sous-espèces de *C. pamphilus* sont semblables à *C. lyllus* : le manque d'écailles concerne exclusivement la face ventrale de l'antenne, sexes confondus, et ne s'étend jamais au-delà des dix derniers articles.

Il m'a paru intéressant d'établir un tableau des différents éléments de comparaison et, en anticipant quelque peu sur le chapitre suivant, d'y inclure un critère distinctif supplémentaire capital, relatif à la morphologie pré-imaginale, en l'occurrence la couleur verte ou noire de la capsule céphalique des chenilles de premier stade (fig. 6).

En résumé, l'analyse de ce bilan comparatif permet les trois considérations principales suivantes :

— Les caractères morphologiques examinés ne varient parfois que dans une mesure relative d'un taxon à un autre. Cela n'a rien de surprenant puisqu'il s'agit de taxa voisins, tous constitutifs du complexe *pamphilus*.

— Le caractère « liture argentée », présent ou absent (à peu d'exceptions près), permet de séparer l'ensemble *C. lyllus* - *C. thyrsis* de l'ensemble *sicula* - *neolyllus*, difficilement distinguables autrement. *Centralis*, *australis*, *marginata* et *pamphilus*, également dépourvus de « liture argentée », se démarquent par ailleurs facilement de ces deux ensembles par d'autres aspects de leur ornementation alaire.

— L'importance du caractère « liture argentée » est encore corroborée par sa corrélation parfaite avec un trait morphologique du premier stade larvaire. En effet, la présence d'une « liture argentée » chez l'imago correspond toujours à des chenilles de premier stade à tête noire, et son absence, à des chenilles à tête verte.

Malgré ses imperfections, ce tableau comparatif permet d'élaborer une clef dichotomique de détermination entre les huit taxa étudiés (fig. 7).

1. Face ventrale.
 - Liture marginale argentée présente 2
 - Liture marginale argentée absente 3
2. Face ventrale, aile antérieure.
 - Présence d'une macule foncée prémarginale, onduleuse ou fragmentée, entre le toms et le cinquième espace internervural. Mâle et femelle sans écailles sur la face ventrale des huit à dix derniers articles antennaires *C. lyllus*
 - Macule remplacée par une bordure marginale nettement bipartite. Mâle dépourvu d'écailles sur les huit derniers articles antennaires, femelle sur la face ventrale des quinze derniers articles *C. thyrsis*
3. Face dorsale
 - Bordure marginale de largeur variable, continue, uniforme, non bipartite 4
 - Bordure marginale plutôt étroite, souvent discontinue, bipartite, au moins à l'aile postérieure 7
4. Face dorsale
 - Bordure grise ou brunâtre, aux limites proximales imprécises, se démarquant mal de la couleur de base ochre chamoisé de l'aile 5
 - Bordure brun foncé ou noire, mieux délimitée du côté interne, tranchant bien sur la couleur de base fauve vif de l'aile 6
5. Face ventrale des ailes postérieures
 - Faiblement contrastée. Aire basale peu distincte, inconstamment séparée de l'aire distale par une bande blanche post-médiane incomplète *C. p. pamphilus*
 - Fortement contrastée. Aire basale nettement plus foncée que l'aire distale, parfois ourlée. Bande blanche post-médiane très apparente et complète *C. p. centralis*
6. Face dorsale
 - Bordure marginale noire, étroite ou moyennement large *C. p. australis*
 - Bordure particulièrement large. Ocelles de l'aile postérieure transparaissant souvent sur la face dorsale *C. p. marginata*
7. Face ventrale
 - De couleur vive et d'ornementation nette, semblable à *lyllus* *C. p. sicula*
 - De couleur pâle et d'ornementation floue, évoquant un *lyllus* éclairci et délavé *C. p. neolyllus*

FIG. 7. — Clef de détermination

J'ai conscience de la structure quelque peu caricaturale de cette clef systématique : valable presque uniquement pour les générations estivales, incapable de tenir compte de la variabilité écophénotypique, peu adéquate face à la dilution des caractères dans les nombreuses zones d'intergradation, elle ne permettra certainement pas l'attribution formelle de chaque individu examiné à l'une des catégories taxinomiques retenues.

Son utilité augmentera si l'on compare des *populations géographiques données* plutôt que des *exemplaires isolés* et, par conséquent, des caractéristiques moyennes plutôt qu'individuelles. En dehors des zones d'hybridation secondaire complexe, elle aboutira alors le plus souvent à une diagnose certaine.

Les états pré-imaginaux de *Coenonympha lyllus* Esper

J'ai consacré en 1986 une étude taxinomique à *Coenonympha thyrsis* dont la spécificité m'avait semblé fortement étayée par les caractéristiques morphologiques de son premier stade larvaire, très différent de celui de *C. pamphilus*. J'avais à tort prêté une trop grande homogénéité au complexe *pamphilus* et m'étais borné à comparer les chenilles de premier stade de *C. thyrsis*, à tête noire, avec celles de *C. pamphilus* du centre de l'Europe, à tête verte. Notons à ce propos qu'à l'exception de celle de *C. corinna*, toutes les chenilles de premier stade larvaire décrites à ce jour dans le genre *Coenonympha* ont une capsule céphalique de couleur verte.

L'originalité de *C. lyllus* ne m'est apparue qu'ultérieurement, lorsque mes travaux sur *C. austauti* (BOILLAT, 1988) m'ont amené à porter un intérêt accru à l'ensemble des *Coenonympha* maghrébins. À ma grande surprise et non sans un certain embarras, j'ai constaté que la chenille de premier stade de *C. lyllus* se singularisait, elle aussi, par une extrémité céphalique de couleur noire pourvue d'assez longs macrochètes blanchâtres et qu'elle était ainsi très semblable à celle de *C. thyrsis*.

Cette observation fut d'ailleurs le point de départ de ma réévaluation globale de la nature réelle de *C. lyllus* et de son insertion dans un cadre taxinomique modifié.

Description des états pré-imaginaux de *C. lyllus*

Provenances : Tlemcen (Algérie) ; Andratx (Mallorca) ; Jaén, Cuenca et Soria (Espagne) ; Traversa (Sardaigne)

Je me limiterai à une description sommaire des différentes étapes du développement pré-imaginal de *C. lyllus*. Je m'étendrai toutefois plus longuement sur l'aspect remarquablement constant de ses chenilles de premier stade qui les distingue de celles des autres taxa considérés.

Œuf

Ovoïde subsphérique, faiblement tronqué, avec une saillie modérément mamelonnée, il mesure environ 0,80 mm de hauteur et 0,75 mm de diamètre. De couleur jaune verdâtre avec quelques rares petites taches brunes confluant parfois en bandes transversales, il est couvert d'une quarantaine de côtes verticales, fines et régulières, séparées par de larges cannelures striées horizontalement (fig. 8).

Variable et peu caractéristique, il ne peut servir de critère différentiel au sein du complexe *pamphilus*.

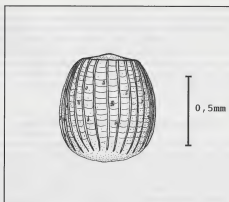


FIG. 8. — Dessin schématique de l'œuf de *Covenomyia lyllus* Esper

Premier stade larvaire

Mesurant 2,4 mm à l'éclosion, cette petite larve verdâtre, à tête noire ou brun foncé de 0,5 mm de diamètre, atteint un peu plus de 4 mm avant sa première mue. Elle présente l'ornementation habituelle, mais discrète, de sept lignes longitudinales d'un vert plus foncé et est parsemée de macrochètes céphaliques et thoraco-abdominaux bien développés, transparents ou faiblement jaunâtres, à répartition chétotaxique classique.

Ce stade larvaire revêt une importance particulière dans l'argumentation en faveur d'un statut spécifique pour *C. lyllus*. En effet, cette chenille de premier stade se démarque très facilement de celle de *C. pamphilus* dont la capsule céphalique est toujours de couleur verte, quel que soit l'échelon subs spécifique considéré. Elle ressemble beaucoup à celle de *C. thyrsis*, dont la tête est également noire, mais distincte par sa forme et par l'aspect de ses macrochètes (fig. 9).

En me référant à la terminologie et aux abréviations proposées par KITCHING (1983) qui reconnaît, pour l'extrémité céphalique, les macrochètes frontaux (F), clypéaux (C), adfrontaux (AF), antérieurs (A), ocellaires (O), subocellaires (SO) et postérieurs (P), je constate que les différences chétotaxiques entre les trois espèces sont constantes et qu'elles concernent principalement : au niveau céphalique, les deuxièmes macrochètes antérieurs (A2) et les premiers adfrontaux (AF1) ; au niveau thoraco-abdominal, les premiers macrochètes dorsaux (D1) (fig. 10).

J'ai résumé, dans la petite juxtaposition suivante, la morphologie différentielle des premiers stades larvaires des trois espèces constitutives du complexe *pamphilus*.

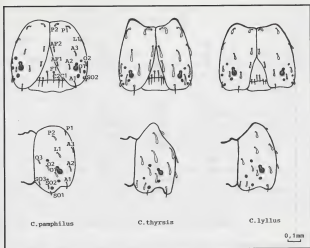


FIG. 9. — Dessin schématique des capsules céphaliques de *Coenonympha pamphilus* Linné, *Coenonympha thyrsis* Freyer et *Coenonympha lyllus* Esper.

— *C. pamphilus* :

Capsule céphalique verte. Vertex régulièrement arrondi. Relief peu sculpté. Macrochètes frontaux et clypéaux un peu plus longs que chez les deux autres espèces, tous les autres nettement plus petits et moins dilatés à leur extrémité.

— *C. thyrsis* :

Capsule céphalique noire. Vertex aplati dans le sens antéro-postérieur et déformé par deux protubérances latérales coniques bien visibles. Surface fortement chagrinée, rugueuse. À l'exception de F1, C1, C2, A1 et SO1, tous les macrochètes sont très grands (0,075-0,080 mm), dilatés distalement, ressortant fortement, par leur couleur d'un blanc translucide, du noir intense de la tête à laquelle ils donnent un aspect hirsute.

— *C. lyllus* :

Capsule céphalique noire ou brun très foncé. Aplatissement frontal et protubérances vertexales présents, mais moins frappants que chez *C. thyrsis*. Surface faiblement rugueuse. Seuls A1 et SO1 sont plus courts que les autres macrochètes qui mesurent environ 0,04 mm. Guère plus longs que chez *C. pamphilus*, ils sont, comme chez *C. thyrsis*, dilatés à leur extrémité et se distinguent nettement de leur arrière-plan noirâtre.

De nombreux élevages *ab ovo* ont démontré que les chenilles de premier stade étaient toujours de type *C. lyllus* lorsque les femelles pondéuses provenaient de Tunisie,

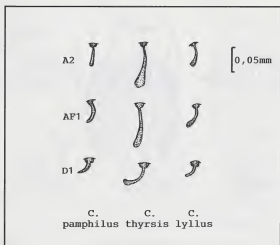


FIG. 10. — Dessin comparatif des macrochètes A2, AF1 et D1 chez *Coenonympha pamphilus* Linéé, *Coenonympha thyrsis* Freyer et *Coenonympha lyllus* Esper.

d'Algérie, du Maroc, d'Espagne méridionale et centrale, des îles Baléares et de Sardaigne, mais qu'elles étaient en revanche de type *C. pamphilus* lorsqu'elles provenaient d'Espagne septentrionale, du Midi de la France, de Corse, de Sicile, de Malte ou d'Anatolie méridionale. Je n'ai malheureusement pas été en mesure d'obtenir du matériel vivant originaire du Moyen-Orient.

Deuxième stade larvaire

Après la première mue, la petite chenille mesure un peu plus de 4 mm de long et sa capsule céphalique 0,65 mm de diamètre. Elle est vert clair, de tête et de corps comme pour tous les stades ultérieurs, avec des lignes dorsales et subdorsales vert foncé bien dessinées, suprastigmatales et stigmatales moins nettes. La ligne ventrale, d'un vert plus clair, est peu frappante. On compte, par segment et sur la tête, une cinquantaine de soies secondaires peu apparentes.

Troisième stade larvaire

Vert clair, la chenille atteint 5 mm de long, sa capsule céphalique 0,90 mm de diamètre. La ligne dorsale est bien visible, les latérales à peine esquissées, la basale peu nette. De nombreuses soies secondaires (une centaine par segment et plus de cent

cinquante pour l'extrémité céphalique) à alvéoles claires et spicules transparentes ou grises, surtout sur la tête, lui confèrent un aspect légèrement granuleux.

Quatrième stade larvaire

Très semblable au stade précédent ; la chenille mesure 11 mm et sa capsule céphalique 1,15 mm de diamètre. Les lignes sont un peu mieux marquées qu'au troisième stade et rebordées ventralement d'un vert plus clair. Chétotaxie inchangée.

Dernier stade larvaire

Au début, cette chenille de dernier stade est verte avec un fin réseau réticulé rosé et mesure 13 mm, sa capsule céphalique 1,95 mm. La ligne dorsale est vert foncé ou brune, les autres lignes, vertes, moins distinctes, plus pâles du côté ventral. La ligne ventrale très claire devient bien visible. Seules les alvéoles des nombreuses soies (environ trois cents par segment) restent apparentes.

Après une semaine, son aspect change progressivement. À pleine maturité, elle mesure 20 mm. Sa tête est verte avec une trame réticulaire lie-de-vin. Le corps, vert mêlé de rose, présente des lignes dorsales, subdorsales et stigmatales bien marquées, tranchant sur le fond par leur couleur vert foncé ou lie-de-vin, toutes rebordées ventralement de vert clair tendant vers le jaune. La ligne ventrale est nette, vive, jaune clair ; le ventre, les pattes et fausses-pattes, vert foncé.

Chrysalide

Trapue, suspendue par un large crémaster, elle atteint une longueur de près de 10 mm pour une largeur d'un peu plus de 4 mm. Elle est de couleur assez variable, parfois verte, plus souvent beige clair avec, par endroits, une suffusion rosée ou verdâtre. L'ornementation, généralement assez spectaculaire, consiste en trois stries vert foncé sur la pterothèque et une tache sombre dédoublée au départ du crémaster (fig. 11).

Chez certains exemplaires, les stries sont larges, foncées, parfois rebordées de blanc dorsalement et donnent à cette chrysalide un aspect général bigarré bien différent de la description qui précède, très esthétique, proche de celui observé chez *C. thyrsis* (fig. 12).

En raison de sa grande variabilité, ce stade pré-imaginal ne présente que peu d'intérêt comme critère distinctif.

La majorité des chrysalides de *C. pamphilus* sont de couleur verte et d'ornementation obsolète, même dans les sous-espèces méridionales *sicula* et *neolyllus*. J'ai cependant pu constater qu'au moins l'une d'entre elles, originaire de Sicile, donc référible au taxon *sicula*, était en tout point comparable à une chrysalide bien ornementée de *C. lyllus*, alors que les autres, issues de la même ponte, étaient toutes de type *pamphilus* centre-européen.

Je possède d'autre part trois chrysalides de *C. lyllus* se distinguant de leurs consœurs de même origine (Majorque) par une ornementation beaucoup plus terne et une teinte beige à nuances verdâtres qui l'apparentent à celles des *pamphilus* du centre de l'Europe (fig. 13). À l'éclosion, toutes trois ont donné des femelles. Ce nombre est toutefois beaucoup trop restreint pour permettre de conclure à un éventuel dimorphisme sexuel.

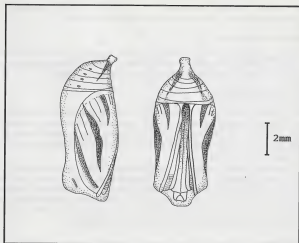


FIG. 11. — Dessin schématique de la chrysalide de *Coenonympha lyllus* Esper

Au terme de cette description, il apparaît que seul l'aspect de la chenille de premier stade, verte à tête noire ou brun foncé, permet de distinguer facilement *C. lyllus* de *C. pamphilus*.

L'importance de ce caractère découle du fait biologique particulier qu'il s'observe sur une chenille fraîchement éclosée qui ne s'est pas encore alimentée. Il échappe par conséquent à toute contingence environnementale et ne relève que d'un pur déterminisme génétique.

Il faut être conscient qu'un critère de ce genre pèse plus lourd dans la hiérarchie des éléments de diagnose différentielle que les aspects des stades larvaires ultérieurs, de la chrysalide et de l'imago, plus facilement influencés par des facteurs écologiques comme le choix alimentaire, l'altitude, la température moyenne de l'air ou son degré hygrométrique.

Répartition géographique de *Coenonympha lyllus* Esper

Comme nous l'avons déjà évoqué, l'aire de distribution de *Coenonympha lyllus* englobe les pays du Maghreb, le sud et le centre de la péninsule Ibérique, les îles Baléares, la Sardaigne et quelques endroits du Moyen-Orient malheureusement encore trop mal connus à ce jour. Chacune de ces entités géographiques mérite d'être analysée de plus



FIG. 12. — Chrysalide de *Coenonympha lyllus* Esper. Forme ornementée. Provenance : Majorque (Espagne).



FIG. 13. — Deux chrysalides de *Coenonympha lyllus* Esper issues d'une même ponte. Forme terne et forme ornementée. Provenance : Majorque (Espagne).

près, car il s'agit là d'une répartition singulière qui pose un certain nombre de problèmes chorologiques.

Maghreb

Le relevé des observations anciennes et récentes de *C. lyllus* en Afrique du Nord illustre sa large distribution, de la façade atlantique du Maroc au golfe de Gabès en Tunisie (fig. 14). Si la majorité des captures se situent aux basses et moyennes altitudes des reliefs côtiers, on relève cependant son expansion dans les premiers contreforts du Haut-Atlas et du Massif des Aurès, ainsi que son étonnante percée dans les oasis présahariennes d'Algérie jusqu'à Ghardaïa et même El-Goléa. Il est évident que les limites méridionales de cette répartition sont déterminées, au Maroc, par les hauteurs infranchissables du Moyen- et du Haut-Atlas, et, en Algérie et en Tunisie, par l'inhospitalité des steppes et des déserts pré-sahariens.

Péninsule Ibérique

En dehors de quelques pays moyen-orientaux intéressants — mais peu propices, dans le contexte politique actuel, pour une étude entomologique de terrain —, l'Espagne et le Portugal représentent les seules régions de proximité des deux espèces *C. lyllus* et *C. pamphilus* (fig. 15). J'ai donc consacré l'essentiel de mes efforts à examiner attentivement plusieurs centaines de spécimens de collection de provenance ibérique et à prélever de nombreux exemplaires sur place pour élevage et étude critique des stades pré-imaginaux.

Il s'agissait de répondre aux deux questions principales suivantes :

— quelles sont les limites actuelles d'extension vers le nord entre Méditerranée et Atlantique de *C. lyllus* et, réciproquement, jusqu'où vers le sud s'étend aujourd'hui *C. pamphilus* ?

— les deux espèces entrent-elles en contact de nos jours ? Coexistent-elles et, en cas de sympatrie, conservent-elles leurs caractéristiques spécifiques ou s'établit-il une situation d'intergradation manifeste avec apparition de formes intermédiaires remettant en question leur statut taxinomique ?

La réponse à la première question s'est imposée avec une certaine évidence pour leur répartition en Espagne, mais avec un peu moins de précision pour le nord du Portugal.

C. lyllus occupe plus des deux tiers de la péninsule Ibérique, soit, du sud au nord, les chaînes montagneuses principales représentées par la Cordillère bétique, la Sierra Morena, la Cordillère carpéto-vétonique — avec son expansion occidentale la Sierra de la Peña de Francia — et enfin la Cordillère ibérique.

Remarquons, en passant, que l'évocation exclusive des grandes cordillères ibériques pourrait donner, à tort, l'impression que les exigences écologiques de *C. lyllus* et *C. pamphilus* en font des espèces montagnardes. La présence de quelques colonies résiduelles des deux taxa dans l'étage collinéen ou parfois au niveau de la mer démontre qu'il n'en est rien. Il se trouve simplement qu'en péninsule Ibérique, comme d'ailleurs malheureusement dans de nombreuses autres régions d'Europe méridionale et d'Afrique du Nord, seuls les étages altitudinaux moyens et supérieurs ont échappé aux effets anthropiques dévastateurs qui ont altéré la flore et la faune originelles.

L'extension septentrionale de *C. lyllus* est donc limitée, dans une large mesure, à l'est, par l'immense bassin de l'Èbre, région fortement transformée par l'agriculture intensive, la viticulture et le surpâturage, parfois amenée aux limites de la désertification, et, à l'ouest, par les hauts plateaux de Vieille Castille (aujourd'hui Castilla y León), également dramatiquement appauvris par les mêmes facteurs.

Au nord de ces deux régions barrières, on constate qu'à l'est, les collines et montagnes de Catalogne et de l'ensemble des Pyrénées, de même qu'à l'ouest, les massifs montagneux secondaires des Asturies et de Galice, n'hébergent que *C. pamphilus*. Entre deux, à l'extrémité de la Cordillère ibérique, dans la région de Burgos, *C. lyllus* se rapproche sensiblement des populations de *C. pamphilus* du Pays Basque espagnol, mais reste confiné sur la rive droite de l'Èbre. Plus à l'ouest, l'étage collinéen de la Cordillère cantabrique, à la hauteur de León, recèle également quelques colonies de *C. lyllus*. Enfin, les deux espèces se retrouvent à proximité l'une de l'autre au nord du Portugal.

En résumé, les limites septentrionales de l'aire de répartition de *C. lyllus* semblent se situer de nos jours : à l'est, dans la zone montagneuse des environs de Cuenca, Albarracín et Teruel ; au centre, dans la Sierra de la Demanda et la Sierra de Urbión, avec quelques expansions fragmentaires au pied de la Cordillère cantabrique à la hauteur de Burgos et León ; à l'ouest, dans la Sierra de la Peña de Francia ; au Portugal, dans la partie montagneuse du Trás-os-Montes fermant vers le nord le bassin du Douro.

De nombreux efforts de prospections ponctuelles ne m'ont pas permis de combler le vide de près de deux cents kilomètres qui, à l'embouchure de l'Èbre, sépare les *C. lyllus* des monts Ibériques des *C. pamphilus* de Catalogne et des Pyrénées.

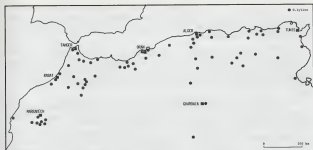


FIG. 14. — Carte de répartition de *Coenonympha lyllus* Esper dans les pays du Maghreb

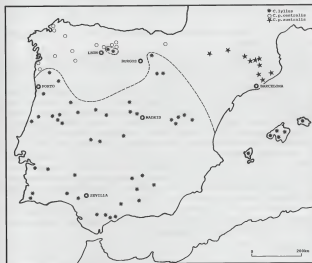


FIG. 15. — Carte de répartition de *Coenonympha lyllus* Esper, *Coenonympha pamphilus centralis* Verity et *Coenonympha pamphilus australis* Verity dans la péninsule Ibérique.

En revanche, et pour tenter de répondre à la deuxième question, il importait de s'intéresser plus particulièrement aux contreforts méridionaux de la Cordillère cantabrique ainsi qu'au nord du Portugal, régions où le contact entre les deux espèces est plus étroit et peut être qualifié de parapatrique.

L'intérêt de la première région de voisinage des deux taxa m'est apparu à la lecture de l'excellent travail de VERHULST (1997) sur les Lépidoptères des Picos de Europa et régions limitrophes. L'auteur y souligne très justement la différence entre les populations des environs de Cistierna (taxon *lyllus*) et celles du restant du territoire étudié (taxon *pamphilus*).

J'ai pu vérifier que la zone de collines sèches de moyenne altitude qui s'étend des environs de Cistierna (León) à ceux de Guardo (Palencia) héberge d'assez nombreuses mais petites colonies de *C. lyllus* parfaitement caractéristiques.

À une dizaine de kilomètres plus au nord, dans les localités de Cremenès, de Las Salas et, un peu plus loin, de Riaño, dans des biotopes moins xériques d'étage montagnard, on n'observe que des *C. pamphilus*, représentants typiques de la sous-espèce *centralis*.

Malgré la faible distance séparant les deux taxa, je ne suis malheureusement pas parvenu à trouver de lieu de sympatrie véritable et je n'ai constaté aucune forme intermédiaire pouvant témoigner d'un éventuel échange génique actuel ou plus ancien entre les deux espèces.

La deuxième région de rapprochement géographique se situe aux confins occidentaux de notre continent.

Moins de cent kilomètres séparent, en effet, certaines populations de *C. lyllus*, à la frontière montagneuse septentrionale du Portugal, de celles des *C. pamphilus* de l'embouchure du Minho et de la Galice espagnole.

Cette région côtière atlantique du nord du Portugal et de l'Espagne est l'une des plus peuplées de la péninsule Ibérique et la recherche de biotopes naturels ou semi-naturels propres à héberger l'une ou l'autre de ces deux espèces en devient une entreprise particulièrement ardue, pour ne pas dire désespérée. Je n'ai pas observé de zones de contact direct. Les populations les plus proches l'une de l'autre restent bien tranchées et aucune ambiguïté phénotypique ne permet de conclure à une intergradation ou hybridation en cours.

La mise en évidence de vestiges d'une liture argentée, critère dont j'ai longuement souligné l'importance, chez quelques *C. pamphilus* des populations côtières du nord du Portugal et de Galice, ainsi que chez certains exemplaires catalans, pourrait témoigner d'une ancienne hybridation avec *C. lyllus*, antérieure à leur différenciation spécifique actuelle.

Aucune cohabitation ne persiste de nos jours et la plupart des barrières géographiques actuelles, fortifiées par de multiples facteurs anthropiques, ne peuvent que favoriser l'évolution divergente de ces deux taxa.

Îles Baléares

La présence de *C. lyllus* a été constatée dans les trois îles principales de l'archipel des Baléares, Minorque, Majorque et Ibiza. Il y est en tout point comparable aux exemplaires de l'Espagne continentale.

Sardaigne

En Sardaigne n'existe que *C. lyllus*, non distinguable de son homologue maghrébin, alors qu'en Corse ne réside que *C. pamphilus*, semblable aux spécimens d'Italie continentale et se rattachant ainsi à la sous-espèce *australis*.

Il s'agit ici du cas inhabituel et difficilement explicable — mais néanmoins connu pour d'autres groupes zoologiques — d'une différence de distribution faunistique entre ces deux grandes îles tyrrhéniennes, alors qu'elles ont pourtant partagé, dans une très large mesure, la même histoire géologique et biogéographique et qu'elles sont restées rattachées l'une à l'autre jusqu'au Plio-pléistocène. Cette situation paradoxale sera analysée plus longuement au chapitre des hypothèses zoogéographiques.

Comme je l'ai signalé précédemment, j'ai eu l'occasion d'examiner plus de deux cents exemplaires originaux de Corse et je n'ai pas rencontré un seul *C. lyllus*. En fait, ils appartiennent, par leurs caractéristiques moyennes et celle que soit la génération, à la sous-espèce *C. pamphilus australis* et ils diffèrent ainsi totalement de leurs voisins sardes, dont ils ne sont pourtant séparés que par le détroit de Bonifacio.

Plusieurs élevages de provenances corse et sarde ont formellement corroboré ce constat.

J'ai relevé, pour ces deux espèces, l'ensemble des stations corses et sardes, anciennes et récentes, au demeurant assez peu nombreuses, dont j'ai connaissance (fig. 16).

Moyen-Orient

Dans une étude chorologique intéressante, REING (1950) consacre quelques lignes à *C. pamphilus*, au sens spécifique le plus large, ignorant les taxa *C. lyllus* et *C. thyrsis*. Il paraît être le premier et probablement le seul biogéographe à constater l'existence d'une liture argentée chez des exemplaires originaux du Moyen-Orient, caractéristique morphologique partagée par les exemplaires originaux de Crète et de Méditerranée occidentale. Il en relève diverses provenances allant de la Syrie (dans son acception politique d'alors) au massif de l'Elbourz et au nord-ouest de la Perse (Iran), puis de la Boukharie à la Džoungarie. Il en donne une représentation cartographique certainement hypertrophique, sans données faunistiques explicites, associant, sur une ligne hypothétique reliant le nord de la Méditerranée orientale aux confins de l'Altaï, trois grandes zones représentées successivement par le Kurdistan et l'Elbourz, le Turkménistan méridional et les montagnes du T'ien-Chan jusqu'en Džoungarie.

À défaut de pouvoir actuellement prospecter ces régions politiquement peu accessibles dont je ne possède qu'un matériel limité, je me suis efforcé de recenser dans les collections des plus grands musées européens tous les exemplaires répondant aux critères de détermination de *C. lyllus*.

S'il ne fait guère de doute que *C. lyllus*, ou une forme hybride très proche, que seule la morphologie du premier stade larvaire permettrait de situer plus précisément, existe bien dans ces territoires beaucoup trop mal connus, sa répartition paraît cependant fortement discontinue, fragmentaire et peu conforme à l'image qu'en donne REING.

Les exemplaires les plus caractéristiques et d'ailleurs les plus souvent représentés dans les anciennes collections sont originaux du massif du Kopet Dag (= Koppe Däg), au sud de la ville d'Aškhabad (= Ašgabat ou Achgabat) maintes fois citée, à la frontière

entre le Turkménistan et l'Iran. D'autres observations concernent Akbès [= Ekbis], dans le massif du Nur Dağları, en Turquie orientale, au sein des montagnes dites Amanos Dağları (dénomination ancienne : [monts] Amanus), à l'est d'Iskenderun (dénomination ancienne : Alexandrette). J'ai retrouvé enfin quelques rares spécimens originaires de Hamadān, au sud-ouest de Téhéran, et d'autres provenant des rives méridionales du Lac Issyk-Koul, au Kirghizistan.

Il paraît possible que ces relevés peu nombreux et souvent anciens témoignent surtout d'un effort de prospection entomologique insuffisant et non réactualisé pour l'ensemble de cette région.

Grâce à l'obligeance de M. Rien DE JONG, j'ai eu le plaisir de retrouver dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Leyde un matériel important et relativement récent récolté dans diverses provinces du nord de l'Iran et rassemblant plus d'une centaine d'exemplaires.

Les individus originaires du Khorosan (= Khorāsān) septentrional — soit la région montagneuse qui, au sud du massif du Kopet Dagh (= Koppe Dāg), s'étend de Bojnourd (= Bojnūrd) à Mechhed (= Mašhad) — sont particulièrement intéressants, puisque les deux tiers d'entre eux présentent une très nette liture argentée et affichent alors l'ensemble des caractéristiques propres à *C. lyllus*. Certains spécimens, confrontés directement à des exemplaires maghrébins typiques, ne peuvent en être distingués.

La même observation peut être faite pour les individus prélevés dans la province voisine du Mazandarān oriental, bien que la ligne plombée n'apparaisse que chez la moitié d'entre eux.

On retrouve encore le même aspect très proche de *C. lyllus* chez plus d'un quart des spécimens de l'Azerbaïdjan, à l'est de Tabriz.

En l'absence d'une prospection plus complète de toute cette région et d'une étude des premiers stades larvaires, il n'est guère possible de décider si l'hétérogénéité de ce matériel iranien résulte de la coexistence parapatricque ou sympatricque des deux espèces *C. lyllus* et *C. pamphilus* ou d'une population panmixique, produit d'une hybridation récente.

L'analyse du complexe *pamphilus* en Iran est rendue plus difficile encore lorsque l'on réalise qu'en dehors de ces populations très voisines de *C. lyllus* du nord-est du pays, on observe, dans le massif de l'Elbourz, des individus à peine distincts de la sous-espèce nominale *pamphilus* et, à l'ouest, dans la région politiquement mal définie du Kurdistan, des formes semblables à la sous-espèce *neolyllus*.

C. lyllus occupe au Moyen-Orient et en Asie une place limitée à quelques populations circonscrites, peut-être hybrides, dispersées parmi les autres formes constitutives du complexe *pamphilus*. Il apparaît — mais peut-être s'agit-il d'une conclusion provisoire — que le massif du Kopet Dagh et les chaînes montagneuses voisines représentent de nos jours son habitat principal.

J'ai saisi cette occasion pour en esquisser la cartographie dans les limites asiatiques encore mal connues de son aire de répartition (les localités relevées de manière précise sont indiquées par un disque noir), en la complétant par celle de *C. p. pamphilus* aux confins de sa distribution orientale, et par celles de *C. p. neolyllus* et de *C. p. marginata* dans les mêmes régions (fig. 17). Les indications de REING n'ont pas été prises en compte, car elles souffrent d'une trop grande imprécision géographique. Que signifiait par exemple pour lui la Džoungarie et quelles en étaient à l'époque les frontières ?

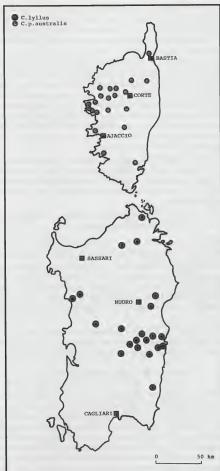


FIG. 16. — Carte de répartition de *Coenonympha lyllus* Esper en Sardaigne et de *Coenonympha pamphilus australis* Verity en Corse.

C. pamphilus, dans l'ensemble des territoires asiatiques de l'ex-Union soviétique, est représenté par la sous-espèce nominale *pamphilus* et ne mérite aucune autre désignation subspécifique. Les localités précises qui marquent son extension maximale vers le nord, l'est et le sud de ces régions sont indiquées par un petit cercle.

L'aire de répartition de *C. p. neolyllus* n'est pas connue avec précision. Les formes les plus typiques se situent en Turquie orientale, aux alentours du lac de Van. On retrouve cette sous-espèce au nord de l'Irak, près de Mossoul (= Al Mawsil), dans l'Azerbaïdjan et le Kurdistan iranien, ainsi que le long des massifs montagneux côtiers qui bordent la Méditerranée orientale, de la Turquie au Liban. Elle atteint sa limite d'extension méridionale au sud-est de Beyrouth, dans le djebel Barouk. Elle s'étend également le long de la côte sud de la Turquie jusqu'au golfe d'Antalya et dans le massif du Taurus, sous une forme un peu moins caractéristique, mais néanmoins bien différente des *pamphilus* classiques du nord et des *marginata* de l'ouest de l'Anatolie. J'ai indiqué par un petit carré noir un certain nombre de lieux exacts de captures.

C. p. marginata se confine à l'extrémité occidentale et septentrionale de l'Anatolie, où sa présence est signalée par un cercle centré d'un point noir. Force est d'admettre que la limite entre les trois sous-espèces retenues n'est pas toujours très tranchée en Turquie d'Asie, et que les formes intermédiaires abondent, traduisant une structure populationnelle manifestement hybride.

En résumé, si la situation au Moyen-Orient reste encore quelque peu confuse, il est néanmoins permis de formuler les remarques suivantes :

— l'observation par REING d'une liture argentée chez certains exemplaires moyen-orientaux, critère dont il reste un des découvreurs principaux, se voit confirmée ;

— en conséquence, une aire de répartition asiatique doit être ajoutée à l'aire de répartition principalement atlanto-méditerranéenne de *C. lyllus*. Son vicariant endémique crétois, *C. thyrsis*, s'intercale entre deux. Les populations orientales de *C. lyllus* se caractérisent toutefois par leur délimitation géographique approximative, leurs effectifs probablement restreints et leur démarcation taxinomique des formes sympatriques voisines encore imprécise ;

— peut-être faut-il y voir le reflet d'une situation originelle, témoignant, comme le suggérait déjà REING, d'une ancienne route de dispersion des précurseurs du complexe *pamphilus* à partir de leur centre d'origine angarien méridional.

Biotopes de *Coenonympha lyllus* Esper

Les cartes de distribution annexées sont représentatives d'une répartition apparemment uniforme qui donne l'impression fallacieuse que *C. lyllus* se rencontre un peu partout dans la région considérée. Il est en effet évident qu'il est susceptible de s'adapter à des biotopes très variés dont la seule caractéristique commune est de permettre la croissance de certaines Graminées nécessaires à l'alimentation de sa chenille (notons qu'à ce jour sa ou ses plantes-hôtes restent inconnues). Mais, en réalité, dans toute son aire de répartition, qu'il s'agisse du Maghreb, de la péninsule Ibérique, des Baléares, de la Sardaigne et probablement du Moyen-Orient, les biotopes herbeux s'étant fortement raréfiés en raison des fréquentes sécheresses de ces dernières années, de l'érosion croissante du sol et surtout de son exploitation agricole intensive ou de son surpâturage permanent,

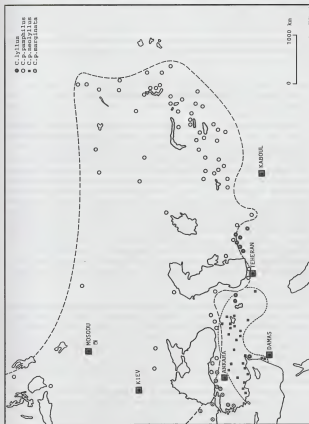


FIG. 17. — Carte de répartition de *Coenonympha lyllus* Egert, *Coenonympha pamphilus neolyllus* Latini, *Coenonympha pamphilus marginatus* Rühl et *Coenonympha pamphilus pamphilus* Latini en Moyen-Orient et en Asie occidentale.

C. lyllus, de nos jours, n'est plus une espèce vraiment fréquente. Il faut actuellement beaucoup de persévérance pour retrouver, dans l'ensemble de son territoire, les quelques biotopes résiduels le plus souvent restreints et disparates — friches, terrains vagues, vergers et pâturages abandonnés, zones faiblement boisées — qui lui donnent encore refuge. Autant dire que ses populations sont trop souvent de faible effectif et que leur éloignement les unes des autres compromet un échange génique normal.

Ces considérations écologiques sont d'ailleurs hélas valables pour nombre d'autres espèces sud-méditerranéennes dont l'avenir paraît pour le moins préoccupant.

Hypothèses zoogéographiques L'histoire possible du complexe *pamphilus*

Le recours à la notion de complexe taxinomique exprime implicitement l'hypothèse du partage, par une descendance monophylétique aujourd'hui géographiquement dispersée, d'un ancêtre et d'un centre d'origine communs. Il semble légitime d'essayer, dans la mesure du possible, d'en donner une explication paléozoogéographique crédible.

L'inexistence presque totale de fossiles pour les Lépidoptères, comme pour beaucoup d'autres Insectes, empêchera à jamais d'en reconstituer l'histoire selon les critères de la paléontologie classique. La littérature entomologique abonde cependant en théories biogéographiques historiques. En effet, pensant pouvoir combler cette lacune par une étude morphologique et chorologique précise d'aussi nombreuses espèces que possible, leurs auteurs s'efforcent de retrouver l'origine de la faune rhopalocérique paléarctique, d'en reconstituer la dispersion dans les territoires voisins et d'en analyser le destin à travers les vicissitudes climatiques du Plio-pléistocène. WILTSHIRE (1962) en donne une révision critique toujours d'actualité. Des études similaires se poursuivent de nos jours, soucieuses d'intégrer les acquisitions géologiques les plus récentes, comme le profond bouleversement représenté par la dessiccation presque totale de la Méditerranée au Messinien, ou les données palynologiques de plus en plus précises sur l'évolution de la végétation pendant les époques glaciaires.

Il est évident que ces théories sont d'autant plus incertaines que l'on recule dans l'histoire géologique et que l'on remonte dans la hiérarchie taxinomique. Si les auteurs anciens, comme WALLACE, SCHARFF, VERITY, CARADIA ou JEANNEL, entre la fin du XIX^e siècle et les années d'avant-guerre, ont eu la prétention et aussi le courage intellectuel d'essayer d'expliquer la genèse et l'évolution de notre faune paléarctique, les biogéographes plus récents, comme FORD, LATTIN, KOSTROWICKI ou VARGA, se sont principalement consacrés à l'étude plus prudente et forcément moins contestable de la dispersion des espèces après les différentes époques glaciaires.

À juste titre, ces derniers ont insisté sur le rôle capital joué par les refuges glaciaires et ont ainsi contribué à une meilleure compréhension de la répartition des espèces actuelles en région holarctique. Il importe cependant d'avoir conscience que les événements climatiques du Quaternaire, pour aussi dramatiques qu'ils aient pu se révéler, n'ont cependant pas fait table rase de tout ce qui préexistait, et que les aires qui ont servi de refuge diluvial et de centre de dispersion post-glaciaire n'étaient pas vides de toute espèce indigène.

L'identification des refuges et des centres de dispersion repose, dans une large mesure, sur l'étude de la chorologie actuelle partagée par certaines espèces. Base méthodologique de la zoogéographie développée principalement par LATTIN, VARGA et d'autres, elle permet de regrouper ces espèces en éléments faunistiques mono- ou pluricentriques. La fiabilité des informations qui en découlent est grande, mais le temps géologique écoulé depuis la dernière glaciation est le plus souvent trop court pour rendre possible un processus de spéciation.

Seul un effort d'appréhension de ce qu'ont pu être la flore et la faune tardi-tertiaires et la tentative de désignation de centres d'origine et de différenciation préglaciaires peuvent permettre de comprendre la situation taxinomique actuelle.

Cette tâche se heurte à plusieurs difficultés : il faut en effet tenir compte des incertitudes paléobiogéographiques, géologiques et paléoclimatiques, des inégalités dans la vitesse d'évolution et de spéciation des différentes espèces ainsi que des imprécisions sur la chorologie de certaines d'entre elles. Les théories qui en résultent sont convaincantes lorsqu'une convergence de vue s'établit entre phyto- et zoogéographes étudiant des groupes taxinomiques différents.

Comme beaucoup d'autres ensembles taxinomiques à large répartition holarctique, le complexe *pomphilus* ne peut réellement s'interpréter que si l'on complète l'étude de son évolution post-glaciaire, qui exprime avec beaucoup de fiabilité son degré de différenciation infraspécifique et sa chorologie, par une approche plus spéculative, mais néanmoins fondamentale, de ses origines lointaines.

Le travail présenté ici ouvre quelques pistes inédites et autorise l'énoncé de certaines hypothèses biogéographiques dont on ne peut dénier le caractère conjectural, mais qui permettent cependant de mieux comprendre sa répartition dans la région paléarctique et d'en expliquer sa structure taxinomique actuelle.

Le centre d'origine de l'importante sous-famille des Satyrinae, et plus particulièrement du genre strictement holarctique des *Coenonympha*, se situe, selon MILLER (1968) — avis partagé par la plupart des auteurs —, dans les steppes à Graminées de l'Asie centrale, au cœur de l'ancien continent angarien.

Parmi la bonne trentaine d'espèces constitutives du genre, un petit nombre est resté confiné dans cette région. On peut citer ainsi *C. nolckeni*, *C. mahometana*, *C. mangeri*, *C. sumbecca* et *C. mongolica*, le graphisme alaire de ces deux derniers ne s'apparentant à celui d'aucun autre *Coenonympha*. D'autres se sont dispersées principalement en direction de l'Asie orientale, comme *C. amaryllis*, ou de l'Europe, comme *C. arcania*. Certaines, franchement eurasiatiques, s'étendent de l'Europe occidentale au Japon, telles *C. hero* ou *C. oedippus*. Seule la super-espèce *C. tulia*, formée d'un important ensemble de semi-espèces et d'allo-espèces, se retrouve de l'Europe et de l'Asie septentrionale aux confins méridionaux du continent nord-américain.

Véritable énigme zoogéographique, une seule espèce, *C. haydeni*, n'est connue que d'une petite région des États-Unis et n'a pas de représentant paléarctique.

La présence en Afrique du Nord de deux endémiques remarquables, *C. vaucheri* et *C. arcanioides*, sans grande ressemblance avec leurs congénères eurasiatiques, contribue, avec celle d'autres espèces, à conférer à cette région la valeur d'un centre d'hébergement et de différenciation secondaire pour une faune d'origine ancienne, certainement préglaciaire. Devenu partie constituante du refuge glaciaire atlanto-méditerranéen, il aura

contribué à la richesse relative en *Coenonympha* de toute cette région paléarctique occidentale, qui surpasse même celle du centre primaire centrasiatique. C'est ainsi qu'on relève quinze espèces de *Coenonympha* dans un rayon de mille kilomètres autour de Madrid contre douze autour de Tachkent. À titre d'information, notons que, dans le même rayon, on en compte dix autour d'Istanbul, huit autour de Moscou et de Téhéran et sept autour de Berlin.

Le complexe *pamphilus* se rattache aux *Coenonympha* dont l'expansion s'est faite principalement en direction de l'Occident. Il se distingue des autres espèces de même tendance par l'homogénéité de sa distribution dans l'ensemble de l'Europe, par son succès dans la colonisation de la Grande-Bretagne et des principales îles du bassin méditerranéen mais, plus encore, par la réussite de son implantation dans les pays maghrébins.

Ce type de répartition n'a pas d'équivalent dans le genre considéré. Aucune des espèces à large répartition européenne ou eurasiatique — *C. arcania*, *C. glycerion*, *C. hero*, *C. tullia* — ne s'observe en Afrique du Nord, ni dans le sud de l'Espagne et du Portugal ou aux îles Baléares, ni dans les îles Tyrrhéniennes, ni en Sicile, Malte ou encore en Crète. Aucune des espèces nord-africaines, soit endémiques — *C. arcanioides*, *C. vancheri* —, soit atlanto-méditerranéennes — complexe *C. (dorus) austauti*, *C. (dorus) fettigii*, *C. (dorus) dorus* —, ne s'étend au-delà de la péninsule Ibérique, du Midi de la France et d'une petite partie de l'Italie continentale.

Le complexe *pamphilus* fait donc figure de cas particulier parmi les autres *Coenonympha* paléarctiques par sa présence d'une part dans la région maghrébo-ibéro-tyrrhénienne, d'autre part dans toute l'Europe et une grande partie de l'Asie occidentale, enfin dans l'île de Crète. Ces trois subdivisions géographiques inhabituelles sont précisément occupées par les trois espèces constitutives du complexe, *Coenonympha lyllus*, *Coenonympha pamphilus* et *Coenonympha thyrsis*.

Aux différences morphologiques longuement évoquées qui les caractérisent correspond nécessairement une histoire biogéographique différente pour chacune d'entre elles, qu'il s'agit maintenant d'éclaircir.

Coenonympha lyllus Esper et *Coenonympha thyrsis* Freyer

J'analyserai essentiellement *C. lyllus*, objet principal de cette étude, et ne formulerai, au passage, que quelques brefs commentaires sur *C. thyrsis*, son vicariant insulaire crétois, dont j'ai déjà traité dans une publication précédente (BOILLAT, 1986). Je rappelle d'emblée que *C. lyllus* se distingue par quelques particularités inhabituelles de sa répartition géographique :

1. Il fait partie intégrante de la faune rhopalocérienne des trois pays du Maghreb.
2. Il appartient aux quelques très rares espèces présentes en Sardaigne, mais absentes de Corse.
3. Il est présent dans la péninsule Ibérique et les îles Baléares.
4. Il se retrouve, à l'autre extrémité de la Méditerranée, dans quelques régions du Moyen-Orient.

Reprenons ces différents points et attardons-nous quelque peu sur ces quatre singularités chorologiques, région par région.

1. Les Rhopalocères maghrébins d'origine paléarctique, largement majoritaires, peuvent être regroupés en quatre ensembles faunistiques.

A. Le premier est représenté par les endémiques stricts et incontestés, peu nombreux, qu'aucun trait morphologique ou presque ne rattache à une autre espèce européenne ou asiatique. Je citerai, par exemple, *Berberia abdelkader*, seul représentant de son genre, ou, pour revenir au groupe qui nous intéresse ici, *Coenonympha vaucheri* et *C. arcanioides*, étranges *Coenonympha* ne partageant que fort peu de points communs avec leurs congénères d'Europe ou d'Asie.

B. Le deuxième ensemble est constitué par des endémiques indiscutables, mais dont la relation taxinomique avec leurs apparentés européens reste évidente. Je mentionnerai, par exemple, *Plebicula atlantica*, proche de *P. golgus*, *P. nivescens* et *P. dorylas*, les deux premiers restreints à l'Espagne, le dernier largement répandu à travers l'Europe méridionale jusqu'en Asie mineure, ou encore *Lysandra punctifera*, qui se rattache à de nombreuses espèces eurasiatiques du même genre.

C. Le troisième ensemble concerne les espèces beaucoup plus nombreuses qui se retrouvent de part et d'autre du détroit de Gibraltar sans toutefois sortir beaucoup des limites de la péninsule Ibérique. Certaines sont identiques sur les deux continents, comme *Melanargia ines* ou *Chazara prieuri*. D'autres témoignent d'un degré de différenciation subs spécifique, comme *Melitaea aetherie aetherie* en Espagne et au Portugal, opposé à *M. aetherie algerica* au Maghreb (et en Sicile). D'autres enfin relèvent de la semi-spécification, comme *Coenonympha* (surspecies *dorus*) *fettigii* et *C. (dorus) austauti* en Afrique du Nord, *C. (dorus) dorus* et ses diverses sous-espèces en Espagne, France et Italie.

D. Le dernier rassemble les nombreuses espèces largement représentées dans toute la région paléarctique eurasiatique et nord-africaine, comme, par exemple, *Papilio machaon*, *Polygonia c-album* ou *Lasiommata megera*.

En conclusion, nous constatons que *C. lyllus* s'intègre au troisième ensemble par sa présence de chaque côté du détroit de Gibraltar, sans différence morphologique significative.

2. Les Rhopalocères qui peuplent l'archipel tyrrhénien se subdivisent également en diverses catégories selon la relation taxinomique qu'ils entretiennent avec leurs éventuels homologues continentaux.

A. Un premier ensemble est constitué de deux endémiques corso-sardes intéressants à plus d'un titre, *Papilio hospiton* et *Fabriciana elisa*. Sans rapport de parenté directe avec leurs congénères continentaux européens et nord-africains, ils affichent en revanche une certaine ressemblance avec des espèces voisines appartenant d'une part à la faune du Maghreb et de la péninsule Arabique, d'autre part à la faune de l'Asie. *Papilio hospiton* semble en effet proche de *Papilio saharae*, élément érémitique nord-africain et arabe, ainsi que de *P. machaon sikkimensis*, élément centre-asiatique, de même que *Fabriciana elisa* rappelle *F. niobe auresiana* en Afrique septentrionale, et *F. argyrospila* en Asie (LEESTMANS, 1968). Leur origine est certainement ancienne.

B. Un deuxième ensemble regroupe trois espèces, également présentes dans les deux îles. Longtemps considérées comme sous-espèces de leurs représentantes continentales bien connues, *Euchloe insularis* (peut-être également présente dans l'île d'Elbe,

BIERMANN, 1998), *Plebejus bellieri* et *Aglais ichnusa* ont été élevées au rang d'espèces selon des critères taxinomiques parfaitement fondés, acceptés par la plupart des auteurs actuels. Elles sont le résultat d'un processus relativement récent de spéciation par isolement insulaire. Deux sous-espèces bien définies, *Spialia sertorius therapne* et *Plebejus argus corsicus*, pourraient probablement évoluer dans le même sens.

C. Le troisième ensemble comprend trois espèces que l'on peut qualifier d'endémiques corso-sardo-toscane : *Hipparchia neomiris*, *Coenonympha corinna* et *Lasiommata paramagaera*. Les deux premières sont particulières et d'origine probablement ancienne. *Hipparchia neomiris* est présent dans l'archipel tyrrhénien et les îles toscanes de Capraia et d'Elbe. Sans ressemblance avec ses congénères européens, il témoigne en revanche d'une lointaine parenté avec certains *Hipparchia* asiatiques, comme *H. digna* (LIESTMANS, 1965). *Coenonympha corinna* est plus difficile à définir. On peut, en effet, le considérer comme une espèce polytypique avec trois sous-espèces, *C. corinna corinna* (Corse et Sardaigne), *C. corinna trettaui* (Capraia) et *C. corinna elbana* (île d'Elbe, île de Giglio, ainsi que quelques endroits de la côte toscane). On peut aussi le considérer comme espèce purement corso-sarde et élever *Coenonympha elbana* au rang d'espèce vicariante dans les îles toscanes et une petite partie de l'Italie continentale. Mais, dans cette deuxième interprétation taxinomique, à qui attribuer la forme bien tranchée et parfaitement transitionnelle de l'île de Capraia ? Je penche personnellement en faveur de la première formulation et considère que *C. corinna* est un élément faunistique tyrrhénien qui n'a que secondairement étendu son aire de répartition à l'archipel toscan et à la côte. Il s'agit aussi d'une espèce d'origine ancienne qui ne ressemble que peu aux autres *Coenonympha* européens, mais que certains traits morphologiques rattachent cependant à quelques congénères asiatiques. *Lasiommata paramagaera*, taxon d'origine plus récente dernièrement réhabilité dans son statut spécifique, a longtemps été considéré comme une simple sous-espèce de *L. megera* exclusivement restreinte à la Corse et à la Sardaigne. Il a toutefois été récemment découvert dans les îles toscanes de Capraia et de Montecristo (BIERMANN, 1998).

D. Un quatrième ensemble est constitué par deux espèces endémiques de la seule île de Sardaigne, *Maniola nurag* et *Pseudophilotes barbagiae*. La première est probablement ancienne, sans rapport évident avec ses congénères continentales, la seconde proche de *Pseudophilotes baton* et de *P. panoptes*.

E. Le dernier ensemble comporte toutes les autres espèces corso-sardes le plus souvent banales, répandues dans la majeure partie de l'Europe et parfois de l'Afrique du Nord, ainsi que les principaux migrants holoméditerranéens.

En résumé, la faune rhopalocérique de l'archipel tyrrhénéo-toscan se compose, d'une part, d'espèces endémiques d'origine ancienne sans relation taxinomique étroite avec leurs congénères européennes et maghrébines, d'autre part, d'espèces et sous-espèces endémiques plus récentes, proches de leurs apparentées continentales, enfin d'espèces non ou peu différenciées, par ailleurs largement répandues en Europe et atteignant parfois l'Afrique du Nord.

De manière plus générale, on notera encore que la faune rhopalocérique corse est plus riche que la faune sarde (environ 68 espèces contre 52, en ne tenant compte que des relevés les moins contestables et les plus récents), alors que la superficie de la Sardaigne représente largement plus du double de celle de la Corse. Il est vrai que la distance qui

sépare cette dernière de la côte de l'Europe est sensiblement plus faible que celle qui sépare la Sardaigne de l'Italie continentale et de l'Afrique du Nord. Faisons remarquer aussi que les Rhopalocères de répartition atlanto-méditerranéenne ou uniquement maghrébine ne sont généralement pas représentés dans les îles tyrrhéniennes.

Comment maintenant situer *Coenonympha lyllus* par rapport à ces différents ensembles ? Manifestement, il ne s'intègre à aucun d'entre eux. Son aire de répartition discontinue, partiellement proche-orientale, atlanto-méditerranéenne (incluant le Maghreb) et tyrrhénienne (sarde), reste très inhabituelle. L'immigration de *Coenonympha lyllus* en Sardaigne et de son vicariant *Coenonympha thyrxis* en Crète pourrait remonter à une époque lointaine, comme celle des classiques endémiques tyrrhéniens qui, à défaut de partager une distribution aussi vaste, ont cependant, nous l'avons vu, de proches parents en Asie et en Afrique du Nord.

Il est intéressant d'ouvrir ici une parenthèse sur le problème zoogéographique bien particulier posé par les espèces animales présentes dans l'une des deux îles tyrrhéniennes, mais pas dans l'autre.

La séparation entre Corse et Sardaigne par le sillon de Terranova remonte probablement assez loin dans leur histoire géologique. Il ne fait cependant guère de doute que le contact entre ces deux îles s'est rétabli à plusieurs reprises lors de phases de régression marine, permettant ainsi un échange faunistique intense encore facilité par la faible largeur du détroit qui les sépare. La faune, comme la flore, reste donc, pour la très grande majorité des espèces, commune aux deux îles.

Il est admissible qu'un certain degré d'isolement insulaire, le plus récent remontant au Pléistocène, ait permis une spéciation de type allopatrique chez des animaux de faible vagilité, comme on l'observe, par exemple, entre les deux Tritons de montagne, *Euproctus montanus* en Corse et *Euproctus platycephalus* en Sardaigne. Le confinement dans une seule des deux îles d'un Insecte aussi mobile qu'un papillon reste moins compréhensible et devient franchement étonnant lorsqu'il s'agit d'une espèce comme *Maniola nurag* en Sardaigne, d'établissement manifestement ancien.

Plus intéressantes encore me paraissent les répartitions non strictement insulaires qui caractérisent des espèces présentes en Sardaigne et ailleurs (le plus souvent en Afrique du Nord), mais absentes de Corse, ou présentes en Corse et ailleurs (le plus souvent en France et en Italie continentales), mais absentes de Sardaigne. Comment en effet expliquer qu'une espèce, vagile ou non, ait pu coloniser l'une de ces deux îles à partir du continent africain ou européen sans parvenir à s'installer dans l'autre ? C'est pourtant ce que l'on constate dans la distribution propre à des groupes zoologiques bien différents.

Nous avons vu que près d'une dizaine d'espèces de Rhopalocères, bien répandues en Corse et en Europe continentale voisine, n'ont jamais été observées en Sardaigne. Citons par exemple, sans vouloir être exhaustif, *Iphiclides podalirius*, *Pieris napi*, *Colias hyale*, *Colias alfacariensis*, *Everes alcatas*, *Scolitantides orion*, *Glaucopsyche alexis* ou *Pseudophilotes baton*, espèces auxquelles j'ajoute, par le présent travail, *Coenonympha pamphilus*. Il est vraisemblable qu'elles ont emprunté une des voies terrestres qui, en période de régression marine, ont relié la Corse au continent, mais pourquoi n'ont-elles pas franchi le détroit de Bonifacio ?

Parallèlement, on trouve en Sardaigne, en dehors des deux endémiques *Maniola nurag* et *Pseudophilotes barbagiae*, quelques espèces non recensées de Corse, comme

Carcharodus flocciferus, *Pieris mannli* et *Aricia cramera*. L'étude en cours permet d'y intégrer *Coenonympha lyllus*, qui partage avec *Aricia cramera* un type de répartition géographique atlanto-méditerranéenne caractéristique.

Un autre exemple, emprunté aux Mammifères, est particulièrement frappant. On trouve, en Sardaigne, un Lièvre typiquement maghrébin, *Lepus mediterraneus*, proche de *L. granatensis* de la péninsule Ibérique et des Baléares, mais bien différent de son congénère de Corse, *L. europaeus corsicus*, qui lui, appartient à la faune d'Italie continentale et de Sicile (HEM DE BALSAC, 1936).

La même répartition étonnante s'observe chez un Oiseau de tempérament plutôt sédentaire, la Perdrix. En effet, la Sardaigne est peuplée par la Perdrix gamba (*Alectoris barbara*), élément typiquement nord-africain, alors que la Corse héberge notre Perdrix rouge européenne (*A. rufa*). BLONDEL (1995) ne retient pour ces deux exemples que l'hypothèse d'une introduction par l'homme. Mais alors, pourquoi l'absence d'une diffusion de ces animaux d'une île dans une autre ? S'excluent-ils mutuellement ? Et pourquoi les chasseurs-éleveurs sardes auraient-ils prélevé leurs lièvres ou leurs perdrix en Afrique du Nord plutôt qu'en Europe continentale, avec laquelle ils ont pourtant toujours entretenu des relations historiques et culturelles plus étroites, à l'instar de leurs voisins corses ?

Les Reptiles offrent également de bons exemples de ce mode de distribution (ARNOLD, BURTON & OVENDEN, 1978). Le Scinque cylindrique (*Chalcides chalcides*) et le Scinque ocellé (*C. ocellatus*) existent en Sardaigne et non en Corse. Tous deux font également partie de la faune d'Afrique septentrionale. Deux Couleuvres, *Coluber hippocrepis*, présente en Espagne et en Afrique du Nord, et notre Couleuvre vipérine (*Natrix maura*), de répartition identique, mais étendue à la France centro-méridionale et au sud-ouest de la Suisse, ne sont connues que de Sardaigne.

Je citerai enfin quelques cas empruntés à un groupe d'Insectes particulièrement vagiles, les Libellules (AGUILAR, DOMMANGET & PRÉCHAC, 1985). Deux d'entre elles, le Calopteryx éclatant (*Calopteryx splendens*) et l'Agrion au corps de feu (*Pyrhosphoma nymphula*), ne volent qu'en Corse, mais pas en Sardaigne. Elle sont, par ailleurs, largement réparties dans toute l'Europe. La seconde a été signalée dans l'Atlas marocain. D'autres, à l'inverse, ont été observées uniquement en Sardaigne. Il s'agit d'espèces bien représentées dans l'ensemble des pays du Maghreb. On les retrouve toujours dans le sud de la péninsule Ibérique, parfois en Sicile et au Proche-Orient, comme *Orthetrum trinacria*, *O. nitidulerve*, *Brachythemis leucostica* et *Trithemis annulata*. Certaines s'étendent à l'ensemble de l'Europe centrale et méridionale, comme l'Agrion à longs cercoïdes (*Coenagrion ludenti*), l'Agrion mignon (*C. scitulum*) et l'Æschne affine (*Aeshna affinis*), ce qui rend leur absence en Corse encore moins compréhensible.

Je tirerai de ces exemples, volontairement limités, les quelques considérations suivantes :

— que la colonisation de l'archipel tyrrhénien ait été le fait d'une espèce peu vagile, en période de régression marine, ou d'une espèce dotée d'un haut potentiel de déplacement lui permettant de survoler d'importantes étendues d'eau, elle ne s'est pas nécessairement étendue aux deux îles. La barrière géographique pourtant peu imposante représentée par l'étroit bras de mer séparant la Corse de la Sardaigne a, semble-t-il, fait obstacle ;

— lorsqu'une espèce ayant atteint l'archipel tyrrhénien n'a pas dépassé les limites de la Sardaigne, son aire de distribution englobe, le plus souvent, au moins les pays d'Afrique du Nord et une partie de la péninsule Ibérique. Tout laisse à penser qu'elle a atteint la Sardaigne à partir de la côte algéro-tunisienne ;

— lorsqu'une espèce ayant atteint l'archipel tyrrhénien n'a pas dépassé les limites de la Corse, on la retrouve le plus souvent en Europe centro-méditerranéenne. Il est permis d'en déduire qu'elle est parvenue en Corse par un pont corso-toscan dont l'existence géologique passée ne fait pas de doute ;

— il ne sera jamais possible d'écarter l'éventualité qu'une espèce n'existant que dans une seule des deux îles ait été autrefois présente dans l'autre, mais qu'elle s'y soit éteinte pour une raison indéterminée, ou encore qu'elle s'y trouve toujours, mais qu'elle n'y ait tout simplement pas encore été observée.

3. L'aire de distribution de *C. lyllus* s'étend non seulement à une grande partie de la péninsule Ibérique, mais également aux îles Baléares. Cette constatation n'est pas dénuée d'intérêt lorsque l'on sait que, sur les quelque 230 espèces de Rhopalocères signalées dans l'ensemble de l'Espagne et du Portugal continentaux, seule une trentaine d'entre elles sont présentes dans l'archipel des Baléares. Et encore s'agit-il pour la plupart de Papillons, soit largement répandus un peu partout en Europe et en Afrique du Nord, comme, par exemple, *Papilio machaon*, *Pontia daplidice* ou *Polyommatus icarus*, soit franchement migrants, comme *Colias crocea*, *Lampides boeticus* ou *Leptotes pirithous*.

Sur la dizaine de Rhopalocères dont la répartition atlanto-méditerranéenne inclut, comme pour *C. lyllus*, les pays du Maghreb et la péninsule Ibérique, seuls *Satyrion esculi* et *Hipparchia fidia* ont colonisé une partie des îles Baléares. Au contraire, des espèces comme *Tomares ballus*, qui a pourtant atteint le Midi de la France, et *Coenonympha dorus*, qui a pénétré en Italie continentale, n'appartiennent pas à la faune baléarique. De même, on relève l'absence de *Melanargia ines* et de *Pyronia bathseba*, dont les exigences écologiques pourraient, semble-t-il, être satisfaites dans cet archipel.

La présence de *C. lyllus* aux Baléares peut être mise en parallèle avec sa présence en Sardaigne : elle surprend, car les espèces qui partagent avec lui un type de répartition géographique atlanto-méditerranéenne sont généralement absentes de ces deux îles.

4. Un nombre restreint d'espèces maghrébines, ibériques ou maghrébo-ibériques se retrouvent également dans une partie du continent asiatique ou y possèdent un proche parent taxinomique. Citons, par exemple, *Zegris eupheme meridionalis*, curieuse Période du Maroc et d'Espagne, dont la sous-espèce nominale *Zegris e. eupheme* (*Papilio eupheme* Esper), originellement décrite de Russie méridionale, est largement répandue en Asie mineure et au Moyen-Orient. Un type de répartition quasiment identique caractérise *Pseudochazara hippolyte williamsi*, Satyrine très localisée dans certaines hautes montagnes andalouses, séparée par près de 5 000 kilomètres de la sous-espèce nominale *Pseudochazara h. hippolyte* (*Papilio hippolyte* Esper), décrite d'Orebourg en Russie méridionale et également présente en Asie occidentale, jusque dans le massif du T'ien-Chan.

D'autres complexes taxinomiques plus différenciés, comme *Euchloe belemia* et ses sous-espèces, ou les ensembles *Vanessa baana-indica-vulcania* (LEESTMANS, 1978) et

Euchloe charltonia-transcaspica-amiseli-lucilla (LEESTMANS & BACK, 1992), connaissent une répartition similaire, qui laisse supposer qu'une chaîne actuellement rompue reliait autrefois les formes asiatiques à leurs proches parents atlanto-méditerranéens et macaronésiens.

C. lyllus a probablement partagé un destin zoogéographique identique, à la même époque et selon le même mode de dispersion, aboutissant à cette curieuse aire de distribution largement discontinue entre l'Orient et l'Occident.

Au terme de cette révision attentive de l'aire de distribution actuelle de *C. lyllus* en Europe, en Afrique du Nord et au Proche-Orient, il est intéressant d'émettre quelques considérations zoogéographiques ponctuelles susceptibles d'en expliquer les particularités et d'élaborer une hypothèse plus générale rendant compte non seulement de son histoire personnelle supposée, mais également de celle des autres taxa constituant le complexe *pamphilus*.

L'ancêtre de nos actuels *C. lyllus* et *C. thyrxis* est probablement apparu en Asie centro-méridionale, plus précisément dans la région montagneuse s'étendant du Pamir au nord de l'Iran, et qui constituait alors une partie de ce que l'on dénomme aujourd'hui l'asile angarien pamiro-tibétain (fig. 18). Son aspect morphologique devait en être proche et inclure la présence d'une liture argentée chez l'imago et d'une capsule céphalique noire chez la chenille fraîchement éclos, deux caractères que l'on peut considérer comme primitifs.

L'étude comparative du graphisme alaire des *Coenonympha* peuplant actuellement la région holarctique permet de rassembler quelques espèces qui partagent d'évidentes similitudes avec *C. lyllus* et *C. thyrxis* et se démarquent des autres. Il s'agit de l'ensemble atlanto-méditerranéen formé par la super-espèce *C. (dorus) dorus*, avec ses semi-espèces maghrébines *C. (dorus) fettigii* et *C. (dorus) austauti*, de l'élément principalement tyrrhénien *C. corinna corinna*, avec ses sous-espèces toscanes *trettaui* et *elbana*, et enfin des deux espèces asiatiques *C. mangeri* et *C. saadi*. Si la capsule céphalique des larves de premier stade de *C. dorus* est de couleur verte, ainsi qu'il en est pour les autres *Coenonympha* dont les premiers stades larvaires ont été décrits, on notera qu'en revanche, celle de *C. c. corinna* et de *C. c. elbana*, tout comme celle de *C. lyllus* et de *C. thyrxis*, est de couleur noire. Il serait intéressant de connaître la morphologie des phases pré-imaginale de *C. mangeri* et *C. saadi*, qui ne semble pas avoir été étudiée à ce jour.

Les précurseurs de *C. lyllus* et *C. thyrxis*, aux exigences écologiques xéro-thermophiles probablement bien affirmées, ont dû faire partie de la première vague d'invasion occidentale à la fin du Miocène, alors que le climat commençait son évolution vers un refroidissement progressif. Partis de ces régions montagneuses méridionales d'Asie centrale, ils ont progressivement occupé une partie du Moyen-Orient. Leurs descendants actuels, nous l'avons vu, y sont encore représentés par quelques colonies importantes.

Certains d'entre eux sont parvenus en Crète. Préservés de tout métissage par l'isolement de cette île devenu définitif à une époque encore contestée, mais qui pourrait remonter à la fin du Messinien, ils ont survécu aux diverses périodes glaciaires, la Crète ayant fait office de refuge méditerranéen secondaire.

Que ce soit par la sauvegarde de leurs principaux caractères d'origine ou par l'effet d'une différenciation insulaire progressive, ils constituent aujourd'hui une entité allospécifique bien définie, *C. thyrxis*.

À la même époque, les ancêtres de *C. lyllus* sont parvenus, probablement en longeant la côte africaine et en traversant ainsi l'Égypte, la Cyrénaïque, la Tripolitaine et les pays du Maghreb, jusqu'à l'extrême sud-ouest de la Méditerranée.

Peut-être ont-ils emprunté une autre voie d'accès, contournant la Méditerranée par le nord ou la franchissant à la faveur d'un pont égéo-tunisien, souvent évoqué par les anciens zoogéographes et auquel le modèle messinien de l'assèchement presque complet de cette mer redonne un certain crédit.

Associés à d'autres groupes taxinomiques qui ont contribué à l'enrichissement faunistique de cette région du pourtour méditerranéen, ils ont occupé plus particulièrement l'ensemble montagneux constituant alors le massif bético-rifain, important refuge glaciaire ultérieur, mais aussi centre de différenciation secondaire.

Certains descendants de cette faune arcto-tertiaire originale en sont d'ailleurs devenus les représentants endémiques les plus prestigieux.

Moins isolé que *C. thyraxis* dans son île, *C. lyllus* a connu un destin nettement plus mouvementé. Après une phase initiale d'expansion pendant le Messinien, au tournant du Miocène-Pliocène, lorsque la dessiccation partielle de la Méditerranée lui a permis de coloniser la Sardaigne, la péninsule Ibérique et les Baléares réunies à l'époque, et peut-être une partie du Midi de la France, il a subi pendant le Pléistocène diverses phases de régressions diluviales et d'expansions interglaciaires, rendant possible un contact partiel avec *C. pamphilus* qui partageait alors les mêmes refuges glaciaires.

De profonds changements climatiques ont accéléré la désertification progressive de la côte égypto-lybienne. Ne disposant pas de massifs côtiers pouvant servir de refuges, *C. lyllus* a fini par disparaître de cette partie de la côte d'Afrique du Nord, comme d'autres espèces ayant emprunté autrefois la même voie d'expansion vers l'ouest.

Peu affecté par les glaciations dans ses refuges maghrébin, sarde et baléarique, confiné depuis longtemps dans les mêmes limites géographiques, sans contact avec *C. pamphilus*, *C. lyllus* présente une remarquable constance morphologique et échappe à toute différenciation infraspécifique.

La situation n'est pas pareille dans ses asiles ibériques et moyen-orientaux. Une certaine fluctuation de son aire de répartition, élargie dans les phases interglaciaires, contractée en période diluviale, un certain degré de contact avec *C. pamphilus*, retiré en partie dans les mêmes refuges, ont quelque peu modifié son aspect sans que l'on puisse toutefois parler de subsppéciation, ni surtout remettre en question l'identité taxinomique qu'il partage avec les populations plus homogènes d'Afrique du Nord et de Sardaigne.

Coenonympha pamphilus Linné et ses sous-espèces

Les précurseurs de *C. pamphilus* sont eux aussi probablement apparus en Asie centrale dans les massifs montagneux situés au sud du lac Balkhach, asile angarien central du T'ien-Chan (fig. 18). Leurs proches parents, les ancêtres de *C. lyllus* et de *C. thyraxis*, occupaient, nous l'avons dit, la région plus méridionale des montagnes du Pamir. Une première ébauche de différenciation spécifique aurait ainsi pu voir le jour grâce à un isolement allopatrique quasi insulaire dans ces deux sous-unités du centre d'origine angarien, l'« île T'ien-Chan », centro-septentrionale, et l'« île pamiro-tibétaine », méridionale, longtemps séparées par le détroit maritime de Ferghana.

Alors que les ancêtres de *C. lyllus* et de *C. thyrsis*, pré-adaptés à un environnement sec et chaud, ont fait partie, avec de nombreuses espèces d'affinités écologiques similaires, de la première vague d'expansion en direction de l'ouest méditerranéen, vers la fin du Miocène, ceux de *C. pamphilus*, plus mésophiles, liés à un climat tempéré, ont dû attendre une baisse progressive de la température moyenne pour pouvoir s'étendre vers l'Occident, en contournant la Mer aralo-caspienne par le sud et par le nord.

Cette deuxième vague d'immigration en direction de l'Europe remonte probablement au Pliocène ou au début du Pléistocène, alors que la réouverture du détroit de Gibraltar avait mis un terme à la dessiccation méditerranéenne et que l'Espagne méridionale se trouvait ainsi séparée de la côte marocaine, comme la Crète du massif gréco-anatolien.

Les précurseurs de *C. pamphilus* ont progressivement colonisé la majeure partie de l'Europe, que l'orogénèse alpine en plein essor continuait à remodeler profondément. Au compartimentage géographique croissant, générateur d'isolement partiel et de différenciation morphologique progressive, allaient s'ajouter les conséquences spectaculaires des fluctuations climatiques du Pléistocène et le rôle déterminant des refuges glaciaires (fig. 19).

Autant avouer que, face à la complexité de ces différents facteurs, l'histoire et la datation du peuplement de l'Europe par les ancêtres de *C. pamphilus* et leurs descendants ne peuvent être qu'hypothétiques. Il ne paraît cependant pas inutile de s'étendre sur quelques aspects paléozoogéographiques ponctuels susceptibles d'en éclairer la structure taxinomique actuelle.

Nord-ouest de l'Europe, Grande-Bretagne

On ne peut rien dire des précurseurs préglaciaires et interglaciaires éventuels de l'ensemble des Rhopalocères de cette partie de l'Europe où vraisemblablement aucun d'entre eux n'aura pu survivre aux diverses glaciations. Leurs représentants actuels sont par conséquent nécessairement issus, soit d'une partie de leurs descendants retirés dans les refuges glaciaires du sud-ouest de l'Europe, soit de colonisateurs nouveaux originaires de ces mêmes refuges. Leur expansion vers le nord, géologiquement récente, n'a pu commencer qu'au tardi-glaciaire, il y a environ douze mille ans, pour s'intensifier ensuite à l'époque pré-boréale, il y a un peu plus de dix mille ans.

FORD (1945) avait bien envisagé l'existence de refuges dans le sud de l'Angleterre et de l'Irlande, qui auraient pu héberger une faune interglaciaire ancienne pendant la dernière glaciation. DENNIS (1977), dans sa remarquable étude sur l'origine et l'établissement de la faune rhopalocérique dans les îles anglo-saxonnes, en a démontré la très forte improbabilité et a estimé que la Grande-Bretagne était exempte de tout Rhopalocère pendant la dernière glaciation (Devensian).

Pour revenir au groupe qui nous intéresse ici, la (re)conquête du nord-ouest de l'Europe a dû se faire par des *C. pamphilus* réfugiés ou résidents dans le nord-ouest de la péninsule Ibérique (refuge atlanto-méditerranéen nord-lusitanien). Ils constituent aujourd'hui la sous-espèce *centralis*. Dès que l'évolution climatique post-glaciaire l'a permis, ils sont remontés le long de la côte atlantique de la France et sont parvenus en Grande-Bretagne à l'époque pré-boréale. Rappelons qu'une liaison terrestre a persisté avec le continent jusqu'à la fin de l'époque boréale, il y a environ 7 000 ans, et entre l'Angleterre et l'Irlande jusqu'à la fin de l'époque pré-boréale, il y a environ 9 600 ans.

La même sous-espèce a ensuite participé à la recolonisation de toute la partie occidentale de l'Europe et est entrée ultérieurement en contact avec la sous-espèce *australis*, venue du sud de l'arc alpin, et la sous-espèce nominale *pamphilus*, venue du sud-est de l'Europe et de l'Asie centrale.

Europe centrale et septentrionale, Asie occidentale

Pris en tenaille à chaque période glaciaire entre l'extension de la calotte polaire et celle des glaciers alpins, les précurseurs de *C. pamphilus*, dans cette immense région, se sont vus progressivement refoulés vers le sud-est. Ils se sont alors retirés principalement vers les rivages plus accueillants de la mer Noire et de la Caspienne, entre Crimée méridionale et Transcaucasie (refuge caspien), et en partie aussi dans les contreforts occidentaux de l'Altaï et du T'ien-Chan (refuge turkestanien).

Leurs descendants, que l'on peut considérer comme l'élément faunistique sibérien de l'espèce polycentrique *C. pamphilus*, ont reconquis, dès le début de l'Holocène, les plaines de Russie de chaque côté de l'Oural, puis l'Europe centrale et enfin une partie des pays scandinaves. Ils constituent la sous-espèce nominale *pamphilus*.

Péninsule Ibérique

À l'inverse des subdivisions géographiques de l'aire de répartition de *C. pamphilus* évoquées jusqu'ici, la péninsule Ibérique, tout comme les régions qui seront analysées par la suite, a conservé, pendant les périodes glaciaires, des conditions de climat et de végétation locales permettant la survie d'une partie de ses Rhopalocères.

Ces régions n'ont pas seulement servi d'asile et plus tard de centre de dispersion pour les espèces venues du nord, mais elles ont aussi sauvegardé une partie de leur faune indigène, d'ancienneté inter- ou préglaciaire.

Il apparaît que la Péninsule ibérique recèle, en réalité, trois refuges glaciaires différents.

Le sud de l'Espagne et du Portugal, occupé probablement depuis la fin du Tertiaire par les ancêtres de *C. lyllus*, est également resté son refuge pendant les diverses ères glaciaires (refuge atlanto-méditerranéen ibérique méridional).

Le nord du Portugal et peut-être une partie de la Galice espagnole, limites extrêmes de l'expansion plus récente de *C. pamphilus* vers le sud-ouest de l'Europe, ont servi de refuge et de centre de différenciation subsppécifique pour la sous-espèce *centralis* (refuge atlanto-méditerranéen ibérique nord-lusitanien).

Enfin, la Catalogne et l'Aragón méditerranéen ont constitué, avec l'Italie continentale, une retraite secondaire possible pour les populations de *C. pamphilus* du sud de l'arc alpin, contribuant ainsi à son évolution ultérieure vers la sous-espèce *australis* (refuge atlanto-méditerranéen ibérique oriental).

Rappelons que la péninsule Ibérique représente, avec le Moyen-Orient, le seul endroit où un contact probablement itératif s'est établi entre *C. lyllus* et *C. pamphilus*, sans toutefois que leur statut taxinomique spécifique en ait été affecté.

Italie continentale, Corse

La frappante identité d'aspect entre les *C. pamphilus* de Corse et ceux d'Italie continentale a justifié, nous l'avons vu, leur attribution à la même sous-espèce, *australis*. Elle

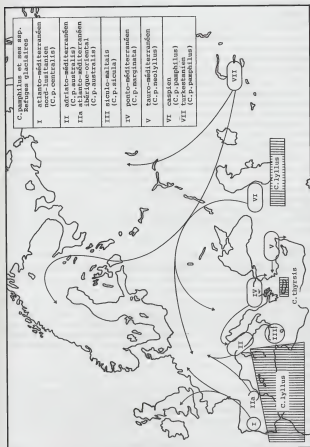


FIG. 19. — Carte schématique des refuges glaciaires principaux de *Ctenomys* paaphilus Linné et de ses différentes sous-espèces au début de l'Holocène.

incite également à penser que l'occupation de la Corse s'est produite au Pléistocène récent, à partir de populations de Ligurie et de Toscane refoulées vers le sud par les glaciations et bénéficiant alors d'une liaison terrestre incontestée entre le continent et l'île tyrrhénienne.

Trois questions restent sans réponse. Pourquoi *C. lyllus*, habitant ancien, probablement préglaciaire, de la Sardaigne, n'est-il pas parvenu en Corse ? À l'inverse, pourquoi l'immigré corse récent *australis* n'a-t-il pas également envahi la Sardaigne, le détroit de Bonifacio n'ayant guère représenté d'obstacle dans les phases de régression marine ? Se sont-ils exclus mutuellement ou l'un ou l'autre s'est-il spontanément éteint ?

Dès la fin de la glaciation würmienne, *australis* a pu quitter son refuge italo-ibérique et se développer à nouveau vers le nord. Partant du Midi de la France et remontant la vallée du Rhône, certains de ses représentants sont parvenus en Suisse occidentale, en Franche-Comté et probablement dans une partie du bassin rhénan. Entrés ultérieurement en contact avec les sous-espèces *centralis* et *pamphilus*, venues respectivement de l'ouest et de l'est de l'Europe, ils constituent, de nos jours, dans cette région, une série de populations métissées et polymorphes difficiles à classer.

Partant du nord de l'Italie, *australis* s'est également déployé dans les pays danubiens, toujours au sud de l'arc montagneux alpo-carpathique. Sur le pourtour de la mer Adriatique et dans le sud-ouest de l'ex-Yougoslavie, sa rencontre avec la sous-espèce *marginata*, venue des Balkans, a donné lieu à une série de formes intermédiaires d'interprétation malaisée. Aux limites orientales de son expansion géographique, en Roumanie et surtout en Bulgarie, une ceinture d'intergradation secondaire avec *marginata* et *pamphilus* en accentue de nos jours le polymorphisme et contribue à la fragilité de son identité subsppécifique.

Sicile, Malte

L'originalité de la sous-espèce *sicula* et la parfaite similitude entre les populations de Sicile et celles de l'archipel maltais témoignent d'un isolement insulaire ancien, vraisemblablement antérieur à la dernière glaciation.

La large communication terrestre existant entre l'Italie continentale et ces îles au cours des diverses périodes glaciaires en a permis la colonisation dès le début du Pléistocène. Malgré le rétablissement périodique de cette connexion avec la presqu'île calabraise, ce passage potentiel ne semble plus avoir été utilisé et le refuge secondaire siculo-maltaise a pu maintenir et développer les caractéristiques à présent subsppécifiques de ses premiers immigrants.

Balkans

La sous-espèce *marginata* occupe aujourd'hui encore le pourtour de la mer Egée, qui en a constitué le refuge et le centre de dispersion ponto-méditerranéen principal. Le réchauffement post-glaciaire lui a permis de longer la côte orientale de l'Adriatique et, contournant le golfe de Venise, de progresser vers le sud du côté italien en s'hybridant partiellement avec *australis*.

La sous-espèce *neollyllus*, dont les affinités morphologiques avec *sicula* et *C. lyllus*, évocatrices d'une origine ancienne, ont déjà été mentionnées, habite le sud-est de la Turquie, le nord du Liban et la région mal connue du Kurdistan méridional. Contournant,

par le sud, la mer Aralo-caspienne, elle a pu s'établir au Moyen-Orient dès la fin du Pliocène. Peu affectée par les diverses périodes glaciaires dans son important refuge tauro-méditerranéen, elle a conservé son identité subs spécifique dans toute la partie orientale de son aire de distribution. En revanche, elle est entrée en contact avec *marginata* en Anatolie occidentale et avec *pamphilus* dans le nord de la Turquie, donnant lieu, par intergradation progressive, à l'émergence de formes intermédiaires difficiles à situer.

Ce tour d'horizon rend bien compte des problèmes rencontrés lorsqu'il s'agit de donner un arrangement taxinomique, nécessairement réducteur et schématique, à une espèce très largement répandue, fortement influencée par les diverses glaciations et refoulée dans plusieurs refuges et futurs centres de dispersion différents.

Coenonympha pamphilus est un amalgame de formes anciennes, partiellement sédentarisées dans les limites géographiques qui leur ont servi d'asile diluvial, comme *marginata*, *sicula* et *neofyllus*, et de formes plus récentes, dynamisées par la quête répétitive de refuges glaciaires et la reconquête ultérieure des territoires désertés, comme *centralis*, *australis* et *pamphilus* qui, de plus, interradient pour la plupart en de multiples points de rencontre. Sa structure taxinomique ne peut être comprise que si l'on accepte de se placer dans une optique paléozoogéographique évolutive et de prendre quelques libertés avec les désignations trop rigides de la systématique classique.

Conclusions

Qu'il me soit permis, en guise de conclusion, de formuler l'espoir d'avoir échappé quelque peu à cette fatalité qui veut, comme le dit si bien Paul VALÉRY, que « le simple est inexact et le complexe est incompréhensible » !

Aussi me bornerai-je à relever, dans le désordre et avec concision, les quelques observations inédites et les quelques conclusions originales qui me paraissent ressortir de cette étude :

— le taxon *lyllus*, trop longtemps mal connu et mal interprété, mérite, sur la base de considérations phénotypiques, biologiques et paléozoogéographiques, de recouvrer un statut d'espèce, *Coenonympha lyllus*, qu'il partage avec *Coenonympha thyrsis* et *Coenonympha pamphilus*. Ces trois espèces forment le complexe *pamphilus*. Ce terme implique une parenté monophylétique évidente et une différenciation spécifique relativement récente ;

— *Coenonympha lyllus* et *Coenonympha thyrsis*, son vicariant insulaire crétois, constituent deux espèces fortement apparentées aussi bien par leur morphologie imaginale et pré-imaginale que par leur histoire zoogéographique. Ils sont les descendants d'une première vague d'immigrés en direction de l'Occident, ayant quitté, probablement vers la fin du Miocène, leur centre d'origine angarien méridional ;

— *Coenonympha pamphilus*, parti vers la fin du Pliocène ou le début du Pléistocène de son centre d'origine angarien centro-septentrional, appartient à la seconde vague d'invasion de l'Europe. Il s'agit d'une entité complexe et polymorphe, associant variation géographique et écophénotypique. Sa subdivision en sous-espèces repose sur une utilisation élargie, certes discutable, de cette catégorie taxinomique et sur une acceptation délibérée de la définition biologique et évolutive de l'espèce ;

— *Coenonympha lyllus* n'existe que dans les pays du Maghreb, une grande partie de la péninsule Ibérique, les Îles Baléares, la Sardaigne et quelques régions du Moyen-Orient.

En désaccord formel avec plusieurs idées reçues, anciennes ou récentes, nous aurons constaté qu'il est absent de Sicile, de Malte et de Corse, pour ne pas évoquer d'autres régions du pourtour méditerranéen, et qu'il n'appartient pas à la faune rhopalocérique française.

Résumé

Objet principal de cette étude, le taxon *lyllus* se voit ici réhabilité au rang d'espèce, *Coenonympha lyllus* Esper.

Coenonympha lyllus Esper s'intègre, avec *Coenonympha thyrsis* Freyer et *Coenonympha pamphilus* Linné, dans un ensemble de taxa apparentés dont l'origine monophylétique est évidente, le complexe *pamphilus*.

Cette nouvelle interprétation taxinomique se fonde, d'une part, sur une observation critique et approfondie de sa morphologie imaginale et pré-imaginale, et, d'autre part, sur l'analyse actualisée de sa répartition géographique.

En complément, il a paru opportun de profiter du cadre donné pour procéder à une réévaluation de la structure taxinomique de *Coenonympha pamphilus* Linné, espèce de grande complexité, associant variabilité écophénotypique, saisonnière et géographique.

Elle aboutit, avec quelque réserve, à la subdivision de *Coenonympha pamphilus* en six sous-espèces : *centralis*, *australis*, *sicula*, *marginata*, *neollyllus* et *pamphilus*.

L'acceptation et la pertinence de cette décision taxinomique difficile sont longuement discutées.

Enfin, une hypothèse paléozoogéographique générale fournit une explication possible pour l'élaboration de la structure actuelle du complexe *pamphilus*.

La chronologie des vagues successives d'invasion de l'Europe et de l'Afrique du Nord par une population ancestrale originaire d'Asie centrale, ainsi que le recours à des cheminements différents, ont été à la base de son évolution divergente vers trois espèces distinctes, mais proches parentes, *Coenonympha lyllus*, *Coenonympha thyrsis* et *Coenonympha pamphilus*.

L'occupation de refuges glaciaires variés, souvent éloignés les uns des autres, a réalisé les conditions nécessaires pour une différenciation ultérieure de *Coenonympha pamphilus* en six sous-espèces géographiques, dont l'intergradation secondaire s'observe de nos jours en plusieurs régions de leur aire de répartition.

Abstract

The principal focus of this study, the taxon *lyllus*, is here reinstated to the rank of species, *Coenonympha lyllus* Esper.

Together with *Coenonympha thyrsis* Freyer and *Coenonympha pamphilus* Linnaeus, *Coenonympha lyllus* Esper is integrated into a set of closely related species of clearly monophyletic origin, the *pamphilus* complex.

This new taxonomical classification is based partly on a critical and detailed observation of its adult and larval morphology, partly on an updated analysis of its geographical distribution.

Additionally, it has seemed appropriate to take advantage of the available information to re-evaluate the taxonomical structure of *Coenonympha pamphilus* Linnaeus, a species of great complexity reflecting its ecophenotypic, seasonal and geographical variability.

As a result, and with some reservations, *Coenonympha pamphilus* is subdivided into six subspecies : *centralis*, *australis*, *sicula*, *marginata*, *neollyllus* and *pamphilus*.

The acceptance and appropriateness of this difficult taxonomical decision are discussed at length.

Finally, a broad paleozoogeographical hypothesis gives a possible explanation for the definition of the present structure of the *pamphilus* complex.

The chronology of successive invasive waves across Europe and North Africa by an ancestral population from central Asia together with the use of different migration routes form the basis of its divergent evolution into three distinct but related species, *Coenonympha lyllus*, *Coenonympha thyris* and *Coenonympha pamphilus*.

The adoption of various glacial habitats, generally far away from each other, has provided the necessary conditions for the subsequent differentiation into six geographical subspecies whose secondary intergradation can today be observed across much of their distribution range.

Zusammenfassung

Hauptobjekt der vorliegenden Arbeit wird hier das Taxon *lyllus* als Art rehabilitiert, *Coenonympha lyllus* Esper.

Zusammen mit den zwei nahen verwandten Arten *Coenonympha thyris* Freyer und *Coenonympha pamphilus* Linné bildet *Coenonympha lyllus* Esper den Artenkomplex *pamphilus*, dessen monophyletische Abstammung evident ist.

Diese neue taxonomische Deutung stützt sich einerseits auf eine kritische und vertiefte Beobachtung seiner imaginalen und präimaginalen Morphologie, andererseits auf die aktualisierte Analyse seiner geographischen Verbreitung ab.

Zusätzlich erschien es als opportun, im gegebenen Rahmen, eine Neubeurteilung der taxonomischen Struktur von *Coenonympha pamphilus* Linné vorzunehmen. Diese komplexe Art vereint wichtige ökophänotypische, saisonale und geographische Variabilität.

Mit einigen Vorbehalten ergeben sich sechs Unterarten von *Coenonympha pamphilus*: *centralis*, *australis*, *sicula*, *marginata*, *neollyllus* und *pamphilus*. Annahme und Relevanz dieses taxonomisch schwierigen Entscheides werden eingehend diskutiert.

Schließlich liefert eine allgemeine paläozoogeographische Hypothese eine mögliche Erklärung für die Entstehung der heutigen Struktur des Komplexes *pamphilus*. Die Chronologie der in Europa und Nordafrika aufeinanderfolgenden Invasionswellen durch eine ursprünglich aus Zentralasien stammende Population, sowie verschiedene Verbreitungswege, bilden die Ausgangslage seiner divergierenden Evolution in Richtung von drei verschiedenen, aber nahe verwandten Arten, *Coenonympha lyllus*, *Coenonympha thyris* und *Coenonympha pamphilus*.

Das Besetzen von mannigfaltigen glazialen Refugien, oft weit voneinander entfernt, hat die erforderlichen Voraussetzungen für eine spätere Differenzierung von *Coenonympha pamphilus* in sechs Unterarten geschaffen. Ihre sekundäre Intergradation kann heute in mehreren Regionen beobachtet werden.

Resumen

En el presente trabajo se rehabilita el taxon *lyllus* al rango de especie, *Coenonympha lyllus* Esper.

Coenonympha lyllus Esper forma parte del complejo *pamphilus*, que incluye además *Coenonympha thyris* Freyer y *Coenonympha pamphilus* Linné, un conjunto de especies emparentadas que consideramos de origen monofilético evidente.

Esta nueva interpretación taxonómica está basada en la observación crítica estricta de la morfología del imago y pre-imago y en la distribución geográfica actual de la especie.

Como complemento, ha parecido oportuno aprovechar el marco dado, para proceder a una reevaluación de la estructura taxonómica de *Coenonympha pamphilus* Linné, especie de gran complejidad, asociando variabilidad ecenofenotípica, estacional y geográfica.

Sobre la base de este análisis, en este trabajo se propone tentativamente la división de *Coenonympha pamphilus* en las seis subespecies siguientes: *centralis*, *australis*, *sicula*, *marginata*, *neollyllus* y *pamphilus*.

Tanto la aceptación como la pertinencia de esta decisión taxonómica difícil son discutidas en profundidad.

Finalmente, una hipótesis paleozoogeográfica general proporciona una explicación posible para la elaboración de la estructura actual del complejo *pamphilus*.

La cronología de las sucesivas invasiones en Europa y África del Norte por una población ancestral originaria de Asia Central, así como el empleo de diferentes rutas biogeográficas, han sido la base de su evolución

divergente hacia tres especies distintas, pero que están estructuralmente emparentadas, *Coenonympha lyllax*, *Coenonympha myrsis* y *Coenonympha pamphilus*.

La ocupación de variados refugios glaciares, a menudo, muy alejados entre sí, permitieron además la diferenciación posterior de *Coenonympha pamphilus* en las seis subespecies geográficas que aquí proponemos y cuya intergradación secundaria se observa hoy, claramente, en varias zonas de su área de distribución.

Remerciements

C'est un très agréable devoir de remercier ici Mr Phillip Ronald ACKER, du British Museum (Natural History), à Londres, MM. Daniel BURCHARDT et Ivan LÖBL, du Muséum d'Histoire Naturelle, à Genève, M. Rieck DE JONG, du Nationaal Natuurhistorisch Museum, à Leyde, MM. Willem HOGANES et Harry VAN OORSCHOT, de l'Institut voor taxonomische Zoölogie, à Amsterdam, MM. Benedetto LANZA, LUCIO BARTOLOZZI ainsi que Mme Sarah MASCHERO, du Museo Zoologico de « La Specola », à Florence, M. Albert MASÓ, du Museu de Zoologia, à Barcelone, et enfin M. Jacques PIERRE, du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, qui m'ont permis de consulter en toute liberté et aussi souvent que j'en ai exprimé le désir le remarquable matériel de collection dont ils avaient la responsabilité lors de mes visites.

Ma gratitude va également à MM. Guy BARRACLOTT, à Cannes-La Bocca, Michel DENARDISSE, à Bruxelles, Roland ESSIAN, à Dijon, Eliseo FERNANDEZ-VIDAL, à El Ferrol (La Coruña), Abdellaziz MORILLES, à Rabat, et Jean-Claude WEISS, à Metz, pour le matériel d'étude souvent important qu'ils m'ont si généreusement remis ou les informations générales, indications de captures ou critiques amicales dont ils ont bien voulu me faire part.

Références bibliographiques et travaux consultés

- Aguilar (Jacques d'), Dommanget (Jean-Louis) et Préchac (René), 1985. — Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord. 341 p., 27 pl. coul. Delachaux et Niestlé édit., Neuchâtel et Paris.
- Arnold (Edwin Nicholas), Burton (John A.) et Ovenden (Dennis W.), 1978. — Tous les Reptiles et Amphibiens d'Europe en couleur. 271 p., 40 pl. coul. Elsevier Séquoia édit., Bruxelles et Paris.
- Berée (Jean) Étienne), 1867. — Rhopalocères. Faune entomologique française, Lépidoptères, 1 : 1-251, 9 fig., 18 pl. gravées et coloriées par Théophile Deyrolle. Deyrolle Fils éditeur, Paris. [p. 221].
- Biermann (Heinrich), 1998. — Tabellarische Übersicht über die Tagfalter der tyberischen Inseln und des angrenzenden Festlands. *Arskanta, Marktleuthen*, 28 (3-4) : 277-287.
- Biermann (Heinrich) und Hesch (Franz-Josef), 1982. — Beitrag zur Tagfalterfauna Sardinien (Lep., Rhopalocera u. Hesperidae). *Analanta, Marktleuthen*, 13 (4) : 266-293.
- Blondel (Jacques), 1986. — Biogéographie évolutive. 221 p. Masson édit., Paris.
- Blondel (Jacques), 1995. — Biogéographie. Approche écologique et évolutive. 297 p. Masson édit., Paris.
- Boquet (Gilbert), 1980. — Crise de salinité messinienne et floristique méditerranéenne. M : La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circumméditerranéenne. Colloque de la fondation L. Emberger. Montpellier, 9-10 avril 1980. *Naturalia montpellierensia*, n° hors-série : 21-31.
- Boquet (Gilbert), Wälder (Beat) und Kiefler (Helen), 1978. — The Messinian Model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea*, 33 : 269-287.
- Boillat (Harry), 1986. — Biologie et statut taxinomique de *Coenonympha myrsis* Freyer. Description des états pré-imaginaux (Lepidoptera Nymphalidae Satyriinae). *Alexamor*, 14 (6) : 263-278.
- Boillat (Harry), 1988. — *Coenonympha* (superspecies *dorcas*) *austriaci* Oberthür. Étude taxinomique et biogéographique (Lepidoptera Nymphalidae Satyriinae). *Alexamor*, 15 (7) : 393-417.
- Boisduval (Jean (-Baptiste) Alphonse (Déchauffour de)), 1829. — *Europaeorum Lepidopterorum index methodicus*. Pars prima. 105 p. Méquignon-Marvis édit., Paris [p. 24].
- Butler (Arthur Gardiner), 1868. — Catalogue of diurnal Lepidoptera of the family Satyridae in the collection of the British Museum. I-VI + 1-211, 5 pl. Printed by orders of the Trustees, London. [p. 39-48].
- Cain (Arthur James), 1993. — *Animal Species and Their Evolution*. 206 p. Princeton University Press édit., New Jersey.
- Caradja (Prince Aristide von), 1934. — Herkunft und Evolution der palaearktischen Lepidopterenfauna. *Internationale Entomologische Zeitschrift*, Guben, 28 (18) : 217-224 ; 28 (19) : 233-236 ; 28 (21) : 261-264 ; 28 (23) : 287-292 ; 28 (29) : 361-366 ; 28 (30) : 381-385 [29 p.].

- Coulondre (Antoine)**, 1994. — Systématique et répartition de *Scotitantes orion* (Pallas, 1771) (Lepidoptera : Lycaenidae). *Linnaeus belgica*, 14 (8) : 383-420, 4 illustr. fotogr., 6 tabl., 6 fig. au trait, 1 carte, 2 pl. fotogr. coul. (14 fig.).
- Coutts (John G.)**, 1977. — Notes concerning the taxonomic status of *Coenonympha thyris* Freyer. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 89 : 1-2.
- Davenport (Demarest)**, 1941. — The Butterflies of the satyrid genus *Coenonympha*. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology, Harvard College, Cambridge (Mass.)*, 87 (4) : 215-349, 10 pl.
- De Jong (Rienk)**, 1972. — Systematics and geographic history of the genus *Pyrgus* in the palaearctic region. *Tijdschrift voor Entomologie, Wageningen*, 115 : 1-121.
- De Jong (Rienk)**, 1974. — Systematics and evolution of the palaearctic *Spialia* species. *Tijdschrift voor Entomologie, Wageningen*, 117 : 225-271.
- De Jong (Rienk)**, 1976. — Affinities between the west palaearctic and ethiopian Butterfly faunas. *Tijdschrift voor Entomologie, Wageningen*, 119 : 165-215.
- Delsol (Michel)**, 1991. — L'évolution biologique en vingt propositions. 849 p. Librairie Philosophique J. Vrin éd., Paris.
- Dennis (Roger L. H.)**, 1977. — The British Butterflies. Their origin and establishment. 318 p. E. W. Classey Ltd éd., Faringdon.
- Duponchel (Philogène Auguste Joseph)**, 1844. — Catalogue méthodique des Lépidoptères d'Europe distribués en familles, tribus et genres, avec l'exposé des caractères sur lesquels ces divisions sont fondées, et l'indication des lieux et des époques où l'on trouve chaque espèce, pour servir de complément et de rectification à l'Histoire naturelle des Lépidoptères de France, devenue celle des Lépidoptères d'Europe par les suppléments qu'on y a ajoutés. In : **Godart (Jean-Baptiste)** et **Duponchel (Philogène Auguste Joseph)**, *Histoire naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France*, Catalogue : [I]-[XXXII] + [1]-[524]. Méquignon-Marvis Fils, Libraire-éditeur, Paris [p. 20].
- Emmet (Arthur Maitland)** and **Heath (John)**, 1990. — Hesperidae to Nymphalidae. *The Butterflies of Great Britain and Ireland*, 7 (1) : 1-370, 24 pl. coul. Harley Books éd., Martins, Great Horkeley, Colchester, Essex (England).
- Esper (Eugen Johann Christoph)**, 1805. — Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Supplementband 2. Walther éd., Erlangen. [p. 23-24, pl. 122, fig. 1].
- Fernández-Rubio (Fidel)**, 1991. — Guía de Mariposas diurnas de la Península Ibérica, Baleares, Canarias, Azores y Madeira. 1 : 1-418 ; 2 : 1-406. Pirámide éd., Madrid.
- Fernández Vidal (Eliseo H.)**, 1991. — Guía de las mariposas diurnas de Galicia. 219 p. Diputación Provincial de La Coruña éd., La Coruña.
- Ford (Edmund Brises)**, 1945. — Butterflies. 352 p., 24 pl. (first edition). Collins éd., Londres.
- Freyer (Christian Friedrich)**, 1845. — Neuere Beiträge zur Schmetterlingskunde mit Abbildungen nach der Natur, 5 (65-80) : 1-166, 96 pl. Rieger éd., Augsburg [p. 157, pl. 475, fig. 1].
- Friese (Gerrit)**, 1958. — Zoogeographische Betrachtungen zur Rhopaloceren-Fauna Mitteleuropas (Lepidoptera). *Proceedings of the tenth international Congress of Entomology, Montréal*, 1956, 1 : 731-736.
- Furea (Raymond)**, 1950. — Les grandes lignées de la paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). *Vie et Milieu*, 1 : 131-162.
- Furea (Raymond)**, 1961. — Documents paléogéographiques pour servir à l'histoire du peuplement des îles méditerranéennes. In : *Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité*. 210 p. C. N. R. S. éd., Paris.
- Futuyama (Douglas J.)**, 1986. — *Evolutionary Biology*. Second edition. 600 p. Sinauer Associates inc. éd., Sunderland (Massachusetts, USA).
- Godart (Jean-Baptiste)**, 1819-[1824]. — Papillon. In : **Latreille (Pierre-André)**, *Histoire naturelle. Entomologie ou Histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. Encyclopédie méthodique*, 9 (1), 1819 : [I]-[IV] + [1]-328 ; 9 (2), 1824 : 329-828.
- Godart (Jean-Baptiste)**, 1821. — Diurnes. Première partie. — Environs de Paris. *Histoire naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France*, 1 : [I]-[VIII] + [1]-48 + (48-1)-(48-16) + 49-[304], 1 pl. en noir, 39 pl. (Diurnes I à XXXIX) gravées et coloriées par C. Vauthier. Crevot, Libraire-éditeur, Paris [p. 176-177].
- Godart (Jean-Baptiste)**, 1822. — Diurnes. Seconde partie. — Départements méridionaux. *Histoire naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France*, 2 : [1]-[248], 28 pl. (I-XXVIII) col. par P. Duménil. Crevot, Libraire-éditeur, Paris [p. 152-154].
- Gómez-Bustillo (Miguel R.)**, 1978-1979. — Origen y evolución de los Lepidópteros de la Península Ibérica. Primera y segunda parte. *Silaps, Revista de la Sociedad hispano-luso-americana de Lepidopterología*, 6 (4) : 269-281 ; 7 (1) : 7-22.

- Gómez-Bustillo (Miguel R.) y Fernández-Rubio (Fidel) 1974. — Mariposas de la Península Ibérica. Repalécros. 1 : 1-198 ; 2 : 1-258. Icona edit., Madrid.
- Groß (Franz Josef), 1960. — Zur Geschichte und Verbreitung der euro-asiatischen Satyriden (Lepidoptera). *Zoologischer Anzeiger*, Leipzig, Supplementband / *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft*, Münster, 24 : 513-529.
- Groß (Franz Josef), 1962. — Zur Evolution euro-asiatischer Lepidopteren. *Zoologischer Anzeiger*, Leipzig, Supplementband / *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft*, Münster, 25, 1961 : 461-478.
- Harrison (John William Heslop), 1948. — A new race of *Coenonympha pamphilus*, L., from the Hebrides. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 60 : 111-112.
- Helm de Balsac (Henri), 1936. — Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bulletin biologique de France et de Belgique*, 21, Supplément : 1-447.
- Henriksen (H. J.) and Kreutzer (Ib), 1982. — The Butterflies of Scandinavia in nature. 215 p., 102 pl. coul. Skandinavisk Bogforlag edit., Odense, Denmark.
- Herrich-Schäffer (Gottlieb August Wilhelm), 1843-1856. — Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa, zugleich als Text, Revision und Supplement zu Jakob Hübners Sammlung europäischer Schmetterlinge. Erster Band : die Tagfalter. 1-164 + 1-24, 134 + 7 pl. coul. Manz Verlag, Regensburg [Ratisbonne] [p. 83-84].
- Hesselbarth (Gerhard), Oorschot (Harry van) und Wagener (Sibbert), 1995. — Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. 3 vol., 2 201 p., 234 pl. coul., 346 cartes de répartition. Selbstverlag Sibbert Wagener edit., Bocholt, R. F. A.
- Higgins (Lionel G.), et Riley (Norman D.), 1988. — Guide des Papillons d'Europe (Rhopalocères). Traduit et adapté de l'anglais par Pierre-Claude Rougeot. Troisième édition française, revue et augmentée par Thierry Bourgoïn, avec la participation de Patrice Lerant, Gérard Chr. Laquet et Joël Minet. 456 p., 63 pl. coul. Collection « Les Guides du Naturaliste », Delachaux et Niestlé edit., Neuchâtel (Suisse) et Paris.
- Hofmann (Ernst [August]), 1894. — Die Groß-Schmetterlinge Europas. Deuxième édition. [1]-[2] + 1-XI + 1-240, 51 fig. dans le texte, 71 pl. coul. Hoffmann'schen Verlagsbuchhandlung edit., Stuttgart [p. 25].
- Hübner (Jacob), 1804. — Sammlung europäischer Schmetterlinge. Jacob Hübner edit., Augsburg [p. 40, n° 69, et pl. 109, fig. 157 et 158].
- Hübner (Jacob), [1816]-[1826]. — Verzeichniss bekannter Schmetterlinge. 431 + 72 p. (Anzeiger). Jacob Hübner edit., Augsburg [Vol. 8, 1819, p. 65].
- Hufnagel (Pastor), 1766. — Tabelle von den Tagewögeln der hiesigen Gegend [um Berlin]. *Berlinisches Magazin*, 2 : 54-90 [p. 78].
- Jeannel (René [Gabriel]), 1942. — La genèse des faunes terrestres. 514 p., 8 pl. Presses Universitaires de France edit., Paris.
- Jeannel (René [Gabriel]), 1952. — À propos des origines du peuplement de l'Afrique du Nord. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de la Société de Biogéographie*, 24 : 90-95.
- Jeannel (René [Gabriel]), 1956. — Les Psylliphides de l'Afrique du Nord. Essai de biogéographie berbère. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, (N. S.), Série A, Zoologie, 14 : 1-233, 216 fig.
- Jutzeler (David), 1998. — *Larionovata paramegacera* (Hübner, 1824) des îles Tyrrhéniennes : une « bonne espèce » (Lepidoptera : Nymphalidae, Satyrinae). *Linnaea belgica*, 16 (7) : 267-276, 61 illustr. photogr. (dont 15 en coul.).
- Jutzeler (David), Russo (Lucio) et Brus (Emmanuel de), 1996. — Écologie et premiers états d'*Euchloris insularis* (Staudinger, 1861) des Monti del Gennargentu (Sardaigne) (Lepidoptera : Pieridae). *Linnaea belgica*, 15 (5) : 214-218, 21 illustr. photogr. coul.
- Jutzeler (David) et Leestmans (Renny), 1999. — Évaluation du degré de spéciation ancien par *Plebejus argus corsicus* (Bellier, 1862) basée sur l'étude des stades pré-imaginaux (Lepidoptera : Lycaenidae). *Linnaea belgica*, 17 (3) : 87-100, 49 illustr. photogr. (dont 13 en coul.), 1 carte coul.
- Kirby (William Forsell), 1871-1877. — A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera. Vol. I (1871) : I-V + [1] + 1-690. Vol. 2 (Supplément, 1871-1877) : I-IV + [1]-[2] + 691-883. John van Voerst edit., Londres [p. 97-100].
- Kitching (Ian J.), 1984. — The use of larval chaetotaxy in Butterfly systematics, with special reference to the Danaini (Lepidoptera : Nymphalidae). *Systematic Entomology*, 9 (1) : 49-61.
- Kostrowicki (Andrzej S.), 1965. — The relations between local Lepidoptera-faunas as the basis of the zoogeographical regionalization of the Palaearctic. *Acta zoologica cracoviensis*, 10 : 515-578.
- Kostrowicki (Andrzej S.), 1969. — Geography of the palaearctic Papilionoidea. 380 p. Panstwowe Wydawnictwo edit., Kraków.

- Kwileton (Erik)**, 1987. — Sur l'analogie fondamentale entre la taxinomie et la zoogéographie. *Bulletin de la Société entomologique de Malhouse*, 1987 (octobre-décembre) : 52-58.
- Kwileton (Erik)**, 1988. — Commentaires sur « l'analogie fondamentale entre la taxinomie et la zoogéographie ». *Bulletin de la Société entomologique de Malhouse*, 1988 (juillet-septembre) : 43-46.
- Lattin (Gustav de)**, 1949. — Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft*, 13 (2), 1948 : 143-151.
- Lattin (Gustav de)**, 1950. — Türkiye Kelebekleri Hakkında I. Türkische Lepidopteren. *İstanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası*, (B), 15 (4) : 301-331 [p. 319].
- Lattin (Gustav de)**, 1952. — Zur Evolution der westpaläarktischen Lepidopterenfauna. *Decheniana, Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der Rheinlande und Westfalens*, Bonn, 105-106 (1951-1952) : 115-164.
- Lattin (Gustav de)**, 1964. — Die Verbreitung der sibirischen Faunenelemente der Lepidopteren in der Westpalaektis. *Natur und Menschen*, Frankfurt am Main, 94 : 504-514.
- Lattin (Gustav de)**, 1967. — Grundriß der Zoogeographie, 602 p., 170 fig., 25 tabl. Gustav Fischer Verlag édit., Jena (R. D. A.).
- Leestmans (Ronny)**, 1965. — Étude biogéographique sur les Lépidoptères diurnes de la Corse. *Alexandria*, 4 (1) : 17-24, 2 cartes ; 4 (2) : 89-96, 2 pl. fotogr. (23 fig.) ; 4 (3) : 113-120 ; 4 (4) : 179-189, 3 cartes.
- Leestmans (Ronny)**, 1966. — Deuxième addenda à l'étude biogéographique sur les Lépidoptères diurnes de Corse. *Alexandria*, 4 (5) : 194-196.
- Leestmans (Ronny)**, 1968. — Troisième addenda à l'étude biogéographique sur les Lépidoptères diurnes de Corse. *Alexandria*, 5 (6) : 281-288, 3 pl. fotogr. (20 fig.) ; 5 (7) : 297-304, 1 carte ; 5 (8) : 345-352, 1 pl. fotogr. (12 fig.).
- Leestmans (Ronny)**, 1978. — Problèmes de spéciation dans le genre *Vinessa*. *Vinessa valcanis* Godart stat. nov. et *Vinessa buana* Frlst. stat. nov. : bonae species (Lepidoptera Nymphalidae). *Linnaea belgica*, 7 (5) : 130-156, 5 pl. fotogr. (22 fig.), 1 carte, 1 tabl.
- Leestmans (Ronny) et Arhelger (Thomas)**, 1987-1988. — Les Lépidoptères du massif du Chelmos (Péloponnèse, Grèce) : inventaire et considérations zoogéographiques. *Linnaea belgica*, 11 (4), 1987 : 150-192, 1 tabl., 1 fig. au trait, 10 illustr. fotogr. (dont 2 en coul.) ; 11 (5), 1988 : 209-232, 1 illustr. fotogr. (carte).
- Leestmans (Ronny) et Back (Werner)**, 1992. — Nouvelles captures d'*Euchloe penia* (Peyer, 1852) dans le Péloponnèse. Considérations taxinomiques, écologiques et biogéographiques sur les taxons du sous-genre *Elphisionia* Klotz (1930) (Lepidoptera : Pieridae). *Linnaea belgica*, 13 (7) : 351-388, 7 illustr. fotogr., 3 cartes, 6 pl. fotogr. coul. (39 fig.).
- Lempke (Barend J.)**, 1937. — Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera. *Tijdschrift voor Entomologie*, 79 : 238-315.
- Lerout (Patrice J. A.)**, 1997. — Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse (deuxième édition). *Alexandria*, 20, Supplément hors-série : 1-526, 10 illustr. fotogr., 38 fig.
- Linné (Carl von)**, 1758. — *Systema Naturae*. Editio decima. 1 : 1-2 + 1-824. Laur. Salvii, Holmiae [p. 472].
- Lucas ([Pierre] Hippolyte)**, 1834-1835. — Histoire naturelle des Lépidoptères d'Europe. Ouvrage orné de 400 figures, peintes d'après nature par A. Noël, et gravées sur acier par Pauquet. [Première édition]. 1-8 + 1-216, 51 pl. col. F. Savy, Libraire-éditeur, Paris.
- Lucas ([Pierre] Hippolyte)**, 1864. — Histoire naturelle des Lépidoptères d'Europe. Deuxième édition refondue et augmentée. 288 p., 80 pl. col. représentant 400 sujets, peintes par A. Noël d'après nature, gravées sur acier par Pauquet, 2 pl. en noir. F. Savy, Libraire-éditeur, Paris.
- Lukhtanov (Vladimir) et Lukhtanov (Alexander)**, 1994. — Die Tagfalter Nordwestasiens. *Herbipofiana, Buchreihe zur Lepidopterologie*, 3 : 1-440, 19 cartes de situation, 51 fig. au trait, 400 cartes de répartition, 56 pl. coul. Ulf Eitschberger édit., Marktfeuthen, Allemagne.
- Mantley (William Bridgman Lambert) et Alcock (H. G.)**, 1970. — A Field Guide to the Butterflies and Bumblebees of Spain. 192 p., 40 pl. fotogr. coul. E. W. Classey Ltd édit., Hampton, Grande-Bretagne.
- Mayr (Ernst)**, 1974. — *Populations, espèces et évolution*. Traduction de Y. Guy. 496 p. Hermann édit., Paris.
- Mayr (Ernst) et Ashlock (Peter D.)**, 1991. — *Principles of systematic zoology*. Second edition. 475 p. McGraw-Hill édit., New-York.
- Melgen (Johann Wilhelm)**, 1829. — Systematische Beschreibung der europäischen Schmetterlinge mit Abbildungen und Steintafeln. I : 1-6 + 1-170, 42 pl. Mayer édit., Aix-la-Chapelle et Leipzig [p. 153].
- Miller (Lee D.)**, 1968. — The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Memoirs of the american entomological Society*, n° 24 : 1-174. Selwyn S. Roback édit., Philadelphie.

- Morana (Martin), 1987. — The prehistoric cave of Ghar Dulam. 23 p. Printwell Ltd édit., Fgura (Malte).
- Moreau (Reginald Ernest), 1952. — Africa since the Mesozoic, with particular reference to certain biological problems. *Proceedings of the zoological Society of London*, **121** : 869-913.
- Moreau (Reginald Ernest), 1955. — Ecological changes in the palaearctic region since the Pliocene. *Proceedings of the zoological Society of London*, **125** : 253-295.
- Nordström (Frithiof [Georg Daniel]), 1935. — *Coenonympha pamphilus* wieslaui n. subsp. *Entomologisk Tidskrift*, **54** : 216.
- Oberthür (Charles), 1910. — Notes pour servir à établir la faune française et algérienne des Lépidoptères. *Études de Lépidopterologie comparée*, **4** : 15-691.
- Ochsenheimer (Ferdinand), 1807. — Die Schmetterlinge von Europa. Erster Band. Erste Abteilung. 223 + 240 + 30 p. Gerhard Fleischer édit., Leipzig [p. 305].
- Ochsenheimer (Ferdinand), 1816. — Die Schmetterlinge von Europa. Viertes Band. 223 + 10 p. Gerhard Fleischer édit., Leipzig [p. 23].
- Parent (Georges Henri), 1938. — Esquisse biogéographique de la Crète. *Linnaea belgica*, **11** (8) : 344-388, 6 illustr. fotogr., 3 cartes, 2 tabl.
- Querri (Orazio), 1932. — Contributo alla conoscenza della biologia dei Rhopalocerii iberici. *Musei barcinonensis Scientiarum naturalium Opera*, **14** : 1-269.
- Querri (Orazio) and Ramei (Enzo), 1925. — Short notes of collecting in Spain in 1924. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, **37** : 26-28.
- Reinig (William Frederik), 1950. — Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. Festschrift Kleinschmidt, Lutherstadt Wittenberg. *Syllogosena biologica*, **1950** (13 décembre) : 346-378.
- Rothschild (Lionel Walter), 1917. — Supplemental notes to Mr. Charles Oudemans's « Faune des Lépidoptères de la Barbarie », with lists of the specimens contained in the Tring Museum. *Notulae zoologicae*, **24** : 117-120.
- Rühl (Fritz) und Bartel (Max), 1895. — Die palaarktischen Großschmetterlinge und ihre Naturgeschichte. Fortgesetzt von Alexander Heyne. Erster Band : Tagfalter (1892-1895). [1]-[2] + 1-857, 7 fig. Ernst Heyne édit., Leipzig [p. 618-620].
- Rungs (Charles Ernest E.), 1938. — Liste-inventaire systématique et synonymique des Lépidoptères de Corse. Contribution à la connaissance de la faune entomologique de la Corse : Lepidoptera. Liste-inventaire des espèces de l'île. *Alexandria*, **15**, Supplément hors-série : [1]-[86].
- Sagarra (Ignacio de), 1930. — Anotaciones a la lepidopterología ibérica. V. (2). Formes noves de lepidòpters ibèrics. *Bulleti de la Institució catalana d'Història natural*, Barcelona, **30** : 110-118.
- Scharff (Robert Francis), 1907. — European animals : Their geological history and geographical distribution. 258 p., 70 fig. Archibald Constable édit., Londres.
- Schwanwitsch (Boris Nikolajewitsch), 1935. — Evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae. III. Pararge and five other genera. *Acta zoologica*, Stockholm, **16** : 143-281.
- Simpson (George Gaylord), 1961. — Principles of animal taxonomy. 247 p. Columbia University Press édit., New York.
- Standfuß (Maximilian [Rudolf]), 1855. — Bemerkungen über einige an den Küsten von Spanien und Sizilien fliegende Falter. *Stettiner entomologische Zeitung*, **16** : 158-159.
- Stauder (Hermann), 1923. — Die Schmetterlingsfauna der illyro-adriatischen Festland- und Inselzone. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*, **18** : 58-68.
- Stauder (Hermann), 1924. — Altes und Neues über *Coenonympha pamphilus* L. *Internationale entomologische Zeitschrift*, Guben, **17** (19) : 151-154 ; **17** (20) : 158-159.
- Staudinger (Dr Phil. Otto) and Rebel (Dr Phil. Hans), 1901. — Catalog der Lepidopteren des palaearctischen Faunengebietes. I. Theil : Famil. Papilionidae - Hepialidae. [I]-[XXXII] + 1-411. — II. Theil : Famil. Pyralidae - Micropterygidae. 1-368. R. Friedländer und Sohn édit., Berlin.
- Tennent (W. John), 1996. — The Butterflies of Morocco, Algeria and Tunisia. 252 p., 52 pl. col. J. Tennent et Gem Publishing Company édit., Wallingford, Oxfordshire, Grande-Bretagne.
- Talman (Tom) et Lewington (Richard), 1999. — Guide des Papillons d'Europe et d'Afrique du Nord. 440 espèces illustrées en 2000 dessins couleurs. Traduction et adaptation de Patrice Lerat. 320 p., 104 pl. coul., 400 cartes de répartition. Delachaux et Niestlé édit., Lausanne et Paris.
- Turner (Henry Jerome), 1924. — *Coenonympha pamphilus*, L. *Proceedings of the South London entomological natural History Society*, 1923-1924 : 39-54.
- Varga (Zoltán [Sándor]), 1977. — Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelemente-Einstellung der europäischen Tagsschmetterlinge / Lepidoptera diurna. *Acta biologica debrecina*, **14** : 223-285.

- Verhulst (Joseph T.), 1907. — Les Lépidoptères diurnes des Picos de Europa et les régions limitrophes (Lepidoptera Rhopalocera, Hesperidae et Zygaenidae). *Limesana belgica*, 16 (4) : 151-177, 1 carte, 4 illustr. photogr. coul., 1 pl. photogr. coul. (56 fig.), 1 tabl.
- Verity (Roger), 1911. — Alcuni Lepidotteri inediti o non ancora figurati. *Bollettino della Società entomologica italiana*, 42 : 266-281.
- Verity (Roger), 1915. — Contributo allo studio della variazione nei Lepidotteri tratto principalmente da materiale di Toscana, delle Marche e di Calabria. *Bollettino della Società entomologica italiana*, 45 : 203-238.
- Verity (Roger), 1916. — The british races of Butterflies : their relationship and nomenclature. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 28 (4) : 73-80 ; 28 (5) : 97-102 ; 28 (6) : 128-133 ; 28 (7-8) : 165-174.
- Verity (Roger), 1919-1920. — Seasonal polymorphism and races of some European *Glycytera* and *Rhopalocera*. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 1919, 31 (2) : 26-31 ; 31 (3) : 43-48 ; 31 (5) : 87-89 ; 31 (7) : 121-129 ; 31 (10) : 178-184 ; 31 (11) : 193-201 ; 1920, 32 (1) : 3-8 ; 32 (7) : 140-152 [p. 121-129].
- Verity (Roger), 1926. — The geographic and seasonal variation of *Coenonympha pamphilus* L. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*, 21 : 191-208.
- Verity (Roger), 1929 a. — Essai sur les origines des Lépidoptères européens et méditerranéens et particulièrement des Anthracidi et des Lycaenidi du groupe d'*Agestis* Schiff. *Annales de la Société entomologique de France*, 98 : 323-360.
- Verity (Roger), 1929 b. — Contributo allo studio della variazione nei Lepidotteri. *Bollettino della Società entomologica italiana*, 45 : 222-228.
- Verity (Roger), 1953. — Le Farfalle diurne d'Italia. 5. Divisione Papilionida. Sezione Nymphalina. Famiglia Satyridae. 1-XIX + 1-354, 10 pl. col. + 6 pl. en noir, 11 fig. Marmeco edit., Florence.
- Wallace (Alfred Russel), 1876. — Die geographische Verbreitung der Thiere, nebst einer Studie über die Verwandtschaften der lebenden und ausgestorbenen Faunen in ihrer Beziehung zu den früheren Veränderungen der Erdoberfläche. Autorisierte deutsche Ausgabe von A. B. Meyer. Vol. 1 : I-XXVIII + [1] + 1-579 + [1], 13 pl., 5 cartes. Vol. 2 : I-VIII + 1-658, 7 pl., 2 cartes. R. von Zahn edit., Dresde.
- Warncke (Georg [Heinrich Gerhard]), 1958. — Origin and history of the insect fauna of the northern Palearctic. *Proceedings of the tenth Congress of Entomology*, Montréal, 1956, 1 : 719-730.
- Wilson (Edward Osborne) and Brown (William L.), 1953. — The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology*, 2 : 97-110.
- Wiltshire (Edward P.), 1962. — Studies in the geography of Lepidoptera. VII : Theories of the origin of the west palaearctic and world faunas. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 74 : 29-39.
- Zeller (Philipp Christoph), 1847. — Bemerkungen über die auf eine Reise nach Italien und Sizilien gesammelten Schmetterlingsarten. Isis [von Oken], *Encyclopädische Zeitschrift, vorzüglich für Naturgeschichte, vergleichende Anatomie und Physiologie*, Leipzig, 16^e année, 31 (2) : 121-159 [p. 146].
- Zerkowits (Albert), 1946. — The Lepidoptera of Portugal. *Journal of the New-York Entomological Society*, 54 (1) : 51-87 ; 54 (2) : 115-165 ; 54 (3) : 211-261.

ÉPINGLES ENTOMOLOGIQUES DE QUALITÉ

Noires, tailles 000 à 7 16,77 € (FFr. 110,-) les 1000

Inox, tailles 000 à 7 24,39 € (FFr. 160,-) les 1000



Entomoravia

Slovanska 1074

CZ-684 01 Slavkov u Brna

Česká Republika / République tchèque

Fax : (00 ~ 42) - 0.544.220.873

Loïc Gagné

Rue du Moulin
F-49380 Thouarcé



CARTONS À INSECTES

FABRICANT SPÉCIALISÉ
Tous formats

☎ : 02.41.54.02.40

Tarif sur demande

FOURNISSEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Paru récemment

Biocénotique des Lépidoptères du Mont Ventoux (Vaucluse)

par Gérard Chr. LUQUET

Cet ouvrage de 400 pages présente l'état actuel des connaissances accumulées sur les Lépidoptères du Mont Ventoux (Vaucluse) en un peu plus d'un siècle de prospections.

Après une introduction situant le massif montagneux dans son contexte géographique et résumant ses caractéristiques géologiques, climatiques, botaniques et phytosociologiques, l'ouvrage retrace l'historique des prospections entomologiques qui y furent conduites et passe en revue la totalité des unités de végétation reconnues par les phytosociologues, décrivant pour chacune d'entre elles le peuplement lépidoptérique qui lui est associé.

Suivent des considérations sur l'évolution de la faune lépidoptérique du massif montagneux au cours du temps, sur les causes présumées ou avérées des mutations affectant les populations de Lépidoptères du Mont Ventoux et sur les incidences engendrées par les diverses procédures de protection mises en application sur la montagne, à laquelle fut récemment attribué par l'UNESCO le label de « Réserve de la Biosphère ».

Une importante liste bibliographique précède plusieurs annexes, lesquelles donnent notamment la description phytosociologique détaillée des principales stations prospectées et la liste (arrêtée au 31 décembre 1997) de l'intégralité des espèces de Lépidoptères répertoriées sur le Mont Ventoux.

Un substantiel résumé de sept pages, rédigé en français, en néerlandais, en allemand et en anglais, présente une synthèse condensée des principales données réunies dans l'ouvrage.

Format : 21 x 29,7 cm. Nombreuses illustrations.



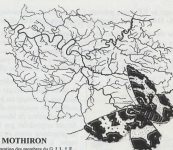
Prix : 41 € (= 268,94 FFr.) (port en sus)

Frais de port : France, 4,5 € (= 29,50 FFr.) ; Europe, 7,47 € (= 49 FFr.) ;
Amérique du Nord, 10,21 € (= 67 FFr.) ; Japon, 16,16 € (= 106 FFr.)

Commandes et règlements à adresser
Alexanor, 45, Rue Buffon, F-75005 Paris
C. C. P. Paris 17 476 09 F

INVENTAIRE COMMENTÉ DES LÉPIDOPTÈRES DE L'ÎLE-DE-FRANCE II. GÉOMÈTRES (Lepidoptera Geometridae)

Contribution à la connaissance
du patrimoine naturel francilien



Philippe MOTHIRON

avec la collaboration des membres du G. I. L. I. F.
et des Lépidoptéristes cités dans le texte

2001

Supplément hors-série au tome 21 d'*Alexanor*

ALEXANOR, Revue française de Lépidoptérologie
45, rue de Buffon, F-75005 PARIS



Paru récemment

Consacré aux Géométrides, le deuxième volume de l'*Inventaire commenté des Lépidoptères de l'Île-de-France* est paru. Il comporte 164 pages et 4 planches en couleurs. Pour chacune des 310 espèces de Géométrides de la région francilienne, il donne la répartition précise, ainsi que divers renseignements biologiques. Plusieurs chapitres analysent la composition de la faune et son évolution dans le temps. L'ouvrage se termine par un complément au volume I (Noctuelles).

Tirage limité à 500 exemplaires ! Prix : 22 € (= 144,31 FF) (+ port : 3,81 € = 25 FF).

Alexanor, CCP Paris 17.476.09 F

Date de publication de ce fascicule : 25-X-2003

Dépôt légal : 4^e trimestre 2003 — C.P.P. n° 72.557

Imprimerie Universa, Hoenderstraat 24, B-9230 Wetteren — 2003

Le Directeur de la publication : Gérard Chr. Luquet

ANNONCES (gratuites pour les abonnés)

Les offres et demandes d'Insectes à titre onéreux ne sont pas acceptées (sauf en vue d'études scientifiques). La Revue décline toute responsabilité quant aux annonces concernant des espèces légalement protégées en France ou à l'étranger. Les annonceurs sont priés de bien vouloir se référer aux conventions internationales sur la protection de la nature.

— Offre Seitz, livraison incomplètes suivant les séries (1904-1925). Non relié. Informations par courriel (e-mail) : < bocvillanueva@hotmail.com >.

— Recherche toutes données d'observations de Rhopalocères et de Zygaenidae effectuées dans le département des Alpes-de-Haute-Provence (04) en vue de la préparation d'un atlas cartographique départemental. Pour être exploitables, les données doivent au moins indiquer, outre le nom de l'espèce, la commune, le lieu-dit, l'altitude, la date d'observation et le nom du découvreur. Les participants seront cités dans le document de synthèse, dont ils recevront un exemplaire. — Alain HERES, Le Chant-du-Monde, Montée des Vraies-Richesses, F-04100 MANOQUE. ☎ : 04.92.72.18.85. Courriel (e-mail) : < proserpine04.heres@wanadoo.fr >.

— Recherche toutes données d'observations ou de captures de Rhopalocères ou de Zygaenidae, effectuées surtout à partir de 1990, dans les régions Franche-Comté et Bourgogne, en vue de la préparation d'un Atlas sur la cartographie des espèces concernées de ces régions. Les découvreurs seront cités. — Frédéric MORA, Observatoire des Invertébrés, Insectarium, Muséum d'Histoire Naturelle, La Citadelle, F-25000 BESANCON.

— Recherche livres de Jean-Henri Fabre et sur J.-H. Fabre, y compris livres scolaires, ainsi que tout document concernant ce naturaliste. Faire offre écrite et chiffrée S.V.P. — Norbert THURAUDOU, 124, Rue du Temple, VILLENEUVE-DE-CHAVAGNE, F-79260 LA CRICHE.

— En raison changement de format de collection, particulier offre 90 boîtes Tépro 39 × 26, fond ligné, première main, excellent état, 100 F pièce. Livraison gratuite sur Paris et région parisienne uniquement. Pour la Belgique : participation aux frais d'essence exigée. — Jean-François CHARMELUX, 67, Rue de Tolbiac, F-75013 PARIS. Tél. (boîte vocale) : 01.53.82.27.31. — courriel (e-mail) : < jfcharmelux@wanadoo.fr >.

— Cède pour raisons familiales et de santé l'intégralité de ma bibliothèque et de ma collection de Lépidoptères. Nombreuses raretés paléarctiques. — Dr Ing. Abdellaziz MORILLES, Appt n° 10, 108, Avenue Al Kaitabi, MA-10000 RAJAT, Maroc. — Pour les livres, s'adresser à M. Claude BISHARD, 7, Rue de la Tour-d'Auvergne, F-75009 PARIS.

— Collectionneur échange papillons d'Amérique du Nord contre papillons est-européens ou tropicaux. Site Internet : <http://pages.infinit.net/laurent1> — e-mail : < lecerf@videotron.ca >.

— Vends bibliothèque entomologique comportant entre autres d'Abrera (complet), Seitz, édition française reliée cuir (complète), Culot, Eisner, Parnassiana nova n° 1 à LVIII (complet), etc. ; nombreuses revues dont certaines reliées cuir. — Pierre WILLIEN, 9, rue du Belvédère, F-05300 LARAGNE.

— Recherchons (pour CDD ou emploi jeune) des personnes compétentes en entomologie (niveau d'études indifférent) et écologie pour animation et études de terrain, ainsi qu'en entomologie et en agronomie (agriculture biologique, gestion de milieux). — OPIE-LR, Guy PINULT, 1, Rue Littré, F-66170 MILLAS. E-mail : epi@lr.snl.com, tél./fax : 04.68.57.27.49.

— Après plusieurs années de terrain et études faites, cède Rhopalocères du Maroc en papillotes, première qualité, munis de toutes les données. Échange possible contre bonnes espèces. Liste sur demande. — Michel TARRIER, Apartado 15553, E-29080 MÁLAGA, Espagne. Fax : 34-5-24.85.131 ; courriel (e-mail) : < tARRIER@ctv.es >.

Alexator, Revue française de Lépidoptérologie, est analysée dans Abstracts of Entomology, Entomology Abstracts, Bulletin analytique de l'Académie des Sciences de Russie, Zoological Record. Elle est en outre répertoriée dans la base Pascal de l'I.N.I.S.T.

Tarif 2002 des tirés à part (en euros) (*)

Nombre de pages	Nombre d'exemplaires				
	25 ex.	50 ex.	100 ex.	150 ex.	200 ex.
2-4 p.	14,95 €	19,65 €	23,80 €	35,50 €	46,65 €
8 p.	29,90 €	39,35 €	47,55 €	71,05 €	93,30 €
12 p.	44,80 €	59,— €	71,25 €	106,35 €	139,95 €
16 p.	59,75 €	78,65 €	95,15 €	142,10 €	186,60 €
20 p.	74,70 €	98,35 €	118,90 €	177,60 €	233,25 €
24 p.	89,65 €	118,— €	142,70 €	213,10 €	279,90 €
28 p.	104,60 €	137,65 €	166,45 €	248,65 €	326,55 €

Nos tirés à part sont piqués à cheval et revalés.

(*) Tarifs susceptibles d'être modifiés sans préavis en fonction de l'évolution des coûts.

Nouveaux tarifs

Nous indiquons dans le tableau ci-dessous les nouveaux tarifs d'*Alexanor* à compter de l'année 2001. Afin de faciliter les comparaisons, nous avons fait figurer les anciens tarifs, et accompagné les nouveaux tarifs en euros de leur conversion en francs français (FFr.). Pour information à l'attention de nos abonnés suisses, nous avons également converti nos nouveaux tarifs en francs suisses (SFr.). Les prix indiqués ci-dessous s'entendent port non compris, sauf en ce qui concerne l'abonnement à *Alexanor* pour l'année en cours.

Les nouveaux tarifs d' <i>Alexanor</i> en euros (avec indication des montants équivalents en francs français)						
Titres en vente ↓	France			Étranger		
	Ancien prix 2001 (FFr.)	Nouveau prix (€) (prix équivalent en FFr.)	Nouveau prix (SFr.)	Ancien prix 2001 (FFr.)	Nouveau prix (€) (prix équivalent en FFr.)	Nouveau prix (SFr.)
Alexanor 1959-1980 (l'année)	160 FFr.	24 € [157,43 FFr.]	39 SFr.	170 FFr.	25,50 € [167,27 FFr.]	41 SFr.
Alexanor 1981-2002 (l'année)	250 FFr.	40 € [362,34 FFr.]	64 SFr.	260 FFr.	42 € [375,50 FFr.]	67,50 SFr.
Alexanor 2003 (l'année)	—	41,50 € [372,22 FFr.]	67 SFr.	—	43,50 € [385,34 FFr.]	70 SFr.
Alexanor Tables et Index 1959-1988	200 FFr.	30 € [296,79 FFr.]	49 SFr.	200 FFr.	30 € [296,79 FFr.]	49 SFr.
Liste Leraut (Édit. 1) (1986)	150 FFr.	22 € [184,31 FFr.]	36 SFr.	150 FFr.	22 € [184,31 FFr.]	36 SFr.
Liste Leraut (Édit. 2) (1997)	300 FFr.	45,50 € [298,66 FFr.]	73 SFr.	300 FFr.	45,50 € [298,66 FFr.]	73 SFr.
Listes Leraut (Éditions 1 + 2)	400 FFr.	61 € [400,13 FFr.]	98 SFr.	400 FFr.	61 € [400,13 FFr.]	98 SFr.
Liste Rungs (Corse) (1988)	150 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.	150 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.
Catalogue Mothiron 1 (Noctuelles d'L-6-Fr.) (1997)	150 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.	150 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.
Catalogue Mothiron 2 (Géomètres d'L-4-Fr.) (2001)	150 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.	150 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.
Catalogues Mothiron 1 + 2	250 FFr.	38 € [249,26 FFr.]	61 SFr.	250 FFr.	38 € [249,26 FFr.]	61 SFr.
Biocénologie des Lépidoptères du Mont Ventoux (2000)	275 FFr.	41 € [268,94 FFr.]	66 SFr.	275 FFr.	41 € [268,94 FFr.]	66 SFr.
Entomologica gallica Tome 1 (1983-1985)	140 FFr.	21 € [137,75 FFr.]	34 SFr.	140 FFr.	24 € [157,43 FFr.]	39 SFr.
Entomologica gallica Tomes 2 à 4 (1990-1993) (l'année)	190 FFr.	29 € [190,23 FFr.]	46,50 SFr.	200 FFr.	30,50 € [200,07 FFr.]	49 SFr.
Entomologica gallica Tomes 1 à 4 (1983-1993)	500 FFr.	77 € [525,09 FFr.]	123 SFr.	500 FFr.	77 € [525,09 FFr.]	123 SFr.
Sauvons les Papillons (1988)	178 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.	178 FFr.	22 € [144,31 FFr.]	36 SFr.
Liste des Lépidoptères de Fontainebleau	50 FFr.	10 € [65,60 FFr.]	16 SFr.	50 FFr.	10 € [65,60 FFr.]	16 SFr.
Catalogue des Coléoptères de Fontainebleau	175 FFr.	15 € [98,10 FFr.]	25 SFr.	175 FFr.	15 € [98,10 FFr.]	25 SFr.